

Università degli Studi di Pisa
Scuola di Dottorato in Biologia evoluzionistica
Ciclo XIX: 2006-2008

**Strategie di orientamento di Passeriformi
in migrazione**

Dott.ssa Valentina Gaggini

Tutore della tesi

Chiar.mo Prof. N.E. Baldaccini

Direttore della Scuola di dottorato

Chiar.mo Prof. F. Dini

a mio marito

INDICE

Riassunto	1
Abstract	3
1. Introduzione	5
1.1 Le bussole	7
<i>1.1.1 Bussola magnetica</i>	8
<i>1.1.2 Bussola stellare</i>	10
<i>1.1.3 Bussola solare e luce polarizzata</i>	12
1.2 Interazione tra i diversi sistemi bussolari	14

1.2.1 <i>Determinazione della rotta nei giovani al primo viaggio</i>	15
1.2.2 <i>Determinazione della rotta negli adulti</i>	19
1.3 Scopo della tesi	20
2. Le specie	21
2.1 Rondine <i>Hirundo rustica</i> Linnaeus 1758	21
2.2 Balia nera <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas) 1764	24
2.3 Beccafico <i>Sylvia borin</i> (Boddaert) 1783	27
3. Esperimenti di orientamento sulla Rondine durante la migrazione post-nuziale	31
3.1 Esperimenti di orientamento su rondini dislocate durante la prima migrazione	32

3.1.1. <i>Introduzione</i>	32
3.1.2 <i>Materiali e metodi</i>	34
3.1.3 <i>Risultati</i>	39
3.1.4 <i>Discussione</i>	43
3.2 Manipolazione del campo magnetico in test di orientamento condotti su rondini in migrazione postnuziale	45
3.2.1 <i>Introduzione</i>	45
3.2.2 <i>Materiali e metodi</i>	47
3.2.3 <i>Risultati</i>	52
3.2.4 <i>Discussione</i>	55
4. Esperimenti di orientamento ripetuti su balie nere e beccafichi mantenuti in cattività	57
4.1 Introduzione	57
4.2 Materiali e metodi	59

<i>4.2.1 Area di studio</i>	59
<i>4.2.2 Mantenimento in cattività</i>	60
<i>4.2.3 Protocollo</i>	62
<i>4.2.4 Analisi dei dati</i>	64
<i>4.2.5 Attese</i>	64
4.3 Risultati	65
<i>4.3.1 Condizioni fisiche alla cattura e adattamento alla cattività</i>	65
<i>4.3.2 Attività e orientamento</i>	69
4.4 Discussione	75
5. Esperimenti di conflitto condotti su esemplari di Balia nera durante la migrazione primaverile	79
5.1 Introduzione	79
5.2 Area di studio	82

5.3 Condizioni fisiche e adattamento alla cattività	83
5.4 Metodologie generali	85
5.5 Singola esposizione a conflitto generato manipolando il pattern di luce polarizzata	91
<i>5.5.1 Protocollo</i>	91
<i>5.5.2 Attese</i>	92
<i>5.5.3 Risultati</i>	93
<i>5.5.4 Discussione</i>	97
5.6 Esposizioni ripetute a conflitto generato manipolando il pattern di luce polarizzata	99
<i>5.6.1 Protocollo sperimentale</i>	100
<i>5.6.2 Attese</i>	100
<i>5.6.3 Risultati</i>	102
<i>5.6.4 Discussione</i>	106

5.7 Singola esposizione a conflitto generato manipolando il campo magnetico con bobine di Helmholtz	108
<i>5.7.1 Protocollo</i>	109
<i>5.7.2 Attese</i>	110
<i>5.7.3 Risultati</i>	111
<i>5.7.4 Discussione</i>	120
5.8 Conclusioni	122
6. Bibliografia	125
Ringraziamenti	143

Riassunto

E' ormai noto che i migratori per scegliere e mantenere la rotta tra aree riproduttive e quartieri di svernamento utilizzano diverse bussole basate su informazioni geomagnetiche o su riferimenti di tipo astronomico come il Sole o le stelle. La presenza di una bussola magnetica è stata dimostrata in diverse specie di migratori notturni e per alcune di queste è stato dimostrato un meccanismo basato sull'inclinazione delle linee di campo. Invece per quanto riguarda l'utilizzo del Sole alcuni autori hanno ipotizzato che non solo la sua posizione ma anche la luce polarizzata prodotta da questo astro abbia un ruolo primario nell'orientamento durante la migrazione e che i pattern di polarizzazione dell'alba e del tramonto siano utilizzati come riferimento dominante. I rapporti gerarchici esistenti tra i differenti sistemi di bussole sono ad oggi oggetto di dibattito, in quanto i risultati sperimentali finora ottenuti appaiono eterogenei e contraddittori.

La presente tesi si inserisce in tali problematiche indagando sia i meccanismi di funzionamento sia i rapporti gerarchici tra i vari sistemi bussolari in migratori a lungo raggio.

I meccanismi di funzionamento della bussola magnetica sono stati studiati in un migratore diurno transahariano, la Rondine *Hirundo rustica*, per verificare se anche questa specie utilizza una bussola ad inclinazione. Tale aspetto è stato affrontato conducendo esperimenti di orientamento tramite imbuto di Emlen modificati su individui in migrazione postnuziale dislocati da un sito di roost. Durante gli esperimenti condotti in situazione di cielo coperto simulato una parte di animali (controlli) percepiva condizioni di campo magnetico naturale e un altro gruppo (magnetici) un campo magnetico modificato. L'alterazione del campo magnetico era realizzata invertendo la componente verticale del campo locale mediante bobine di

Helmholtz. I risultati di questi esperimenti hanno evidenziato un limite metodologico della procedura adottata. Gli animali infatti sono stati attirati da un elemento di disomogeneità all'interno dell'imbuto di Emlen e pertanto i risultati ottenuti non sono stati ulteriormente analizzabili.

I rapporti gerarchici tra i diversi sistemi di riferimento sono stati indagati con esperimenti di conflitto su un migratore notturno, la Balia nera *Ficedula hypoleuca*, durante la migrazione primaverile. In questi esperimenti gli animali sono stati esposti all'alba e/o al tramonto ad una situazione in cui i riferimenti magnetici e le informazioni provenienti dal pattern di polarizzazione del cielo indicavano due direzioni di nord differenti. Il conflitto è stato generato sia modificando il pattern di polarizzazione in presenza di campo magnetico naturale, sia alterando il campo magnetico con pattern di polarizzazione naturale visibile. Il pattern di polarizzazione della luce è stato ruotato di 90° mediante un sistema di filtri opportunamente disposti, mentre per manipolare il campo magnetico sono state utilizzate bobine di Helmholtz, che hanno permesso di spostare il nord magnetico in modo da farlo coincidere con l'est geografico. Ogni individuo è stato saggiato in imbuto di Emlen modificati avendo a disposizione il solo campo magnetico sia prima (test 1) sia dopo l'esposizione al conflitto (test 2). Questi test sono stati condotti per valutare eventuali cambiamenti delle preferenze direzionali individuali in seguito all'esposizione e per capire quale riferimento fosse considerato dominante. La separazione temporale tra esposizione al conflitto e test 2 ha consentito di verificare se gli animali avessero ricalibrato la bussola magnetica in base alle informazioni fornite dalla luce polarizzata. Indipendentemente dal protocollo applicato e dalle modalità con cui il conflitto è stato realizzato le Balie nere non hanno mostrato di modificare il loro orientamento secondo quanto atteso, nel caso in cui avessero ricalibrato la bussola magnetica in base alle informazioni fornite dal pattern di luce polarizzata. Questo risultato non conferma alcune recenti evidenze raccolte su altre specie di passeriformi che hanno mostrato una ricalibrazione della bussola magnetica sul pattern di luce polarizzata in animali esposti a conflitto durante il periodo migratorio. Quanto ottenuto va invece a sostenere l'ipotesi, supportata da buona parte dei risultati precedentemente riportati in letteratura in esperimenti di conflitto, che il campo magnetico costituisca il riferimento dominante durante il periodo migratorio.

Abstract

Migratory birds use different compass systems based on celestial and magnetic cues to select and keep their migratory direction. The magnetic compass has been demonstrated in several nocturnal migrants and in almost all species investigated it is based on the inclination of field lines (inclination compass). Regarding the use of solar cue, many authors assume that not only its position but also the polarized sunlight are the primary sources of compass information during migration and that the polarization pattern at sunset and sunrise are used as predominant cue. Hierarchical relationships among the different compass systems in long-distance migrants are still discussed since the results of different studies are highly variable and seemingly contradictory.

This study aimed at investigation both of functional mode and the hierarchical relationships among different compass references in long-distance migrants.

Functional mechanisms of magnetic compass in diurnal transaharian migrants, the barn swallows *Hirundo rustica* have been studied, in order to try out if this species use the inclination of field lines. For this purpose birds displaced from a roost site during the post-breeding migration were tested in modified Emlen funnels in simulated overcast conditions. Controls perceived the natural geomagnetic field while experimental birds perceived a modified magnetic field, whose vertical component was reversed by means of a pair of horizontal Helmholtz coils. The results of this experiment turned out to be biased, because birds were strongly attracted toward the seam of the paper used to record migratory activity. For this reason we can't analysed these data further on.

Hierarchical relationships among different compass references have been studied by means of cue-conflict experiments carried out during pre-breeding migration on a nocturnal migrant, the pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. In these experiments, birds have been exposed to a cue conflict between visual and magnetic information, that indicated two different North directions. This conflict has been carried out by altering the polarized light pattern or the magnetic field. The polarization pattern has been shifted ($\pm 90^\circ$) by means of filters, whereas the magnetic field has been altered ($+90^\circ$) by means of pairs of vertical Helmholtz coils. Birds have been tested in modified Emlen funnels both before (test 1) and after the cue-conflict (test 2); during the orientation tests only the natural magnetic field was available. This protocol was designed in order to test if the experimental birds recalibrated their magnetic compass on the directional information derived from light polarization pattern. Contrary to this expectation, in all tests pied flycatchers did not change their orientation in test 2. These findings contradict recent results carried out on other passerines species, wherein birds tested during the migratory period recalibrated their magnetic compass on the polarized light pattern. Instead our results supported earlier studies, which suggested that the magnetic field is the primary compass cue during the migratory period.

1. Introduzione

La migrazione, nel suo complesso di adattamenti morfo-fisiologici, può essere considerata come una strategia messa in atto dall'individuo per mantenersi in un ambiente ottimale e minimizzare la competizione sia intra che interspecifica (Baldaccini et al. 2004). Negli uccelli, migratori per eccellenza, il fenomeno si è affermato probabilmente fin dalla loro origine, con un continuo processo di adattamento alle differenti condizioni ecologiche che ne ha permesso il mantenimento e la differenziazione nei plurimi “sistemi di migrazione” oggi noti per i diversi continenti (Salewski & Bruderer 2007).

Gli uccelli migratori si muovono in un home range particolarmente complesso (Baker 1984), costituito da un quartiere nuziale o estivo in cui ha luogo la riproduzione ed uno contronuziale o invernale in cui l'animale risiede nella stagione non riproduttiva. Queste due aree sono collegate da un percorso che prevede diversi siti di sosta (stop-over sites). La maggior parte delle specie migratrici sviluppa una filopatria stabile sia per i quartieri riproduttivi e di svernamento che per i siti di sosta intermedia. A fronte dei vantaggi selettivi che comporta l'abbandono di un'area in cui le condizioni ambientali si deteriorano a favore di un territorio più ospitale, gli animali devono affrontare numerosi problemi, sia di carattere logistico, per trovare aree di sosta che consentano di riposare e alimentarsi durante il viaggio, sia fisiologico, relativi alle modificazioni metaboliche necessarie per accumulare riserve energetiche sufficienti a compiere un volo prolungato. Le modificazioni fisiologiche che anticipano l'inizio del viaggio si attuano secondo una precisa sequenza che riflette ritmi endogeni circannuali messi in fase da stimoli esterni di differente natura, specialmente in popolazioni che vivono a diverse latitudini (Aschoff 1960; Immelmann 1971; ma vedi in particolare Gwinner 1996).

Un aspetto cruciale della migrazione riguarda le problematiche relative all'orientamento e alla navigazione; gli animali devono essere in grado, anche durante il loro primo viaggio, di stabilire e mantenere la direzione di migrazione e raggiungere una meta genericamente costituita dai quartieri di svernamento. Per dirigersi verso un sito lontano, gli uccelli devono potersi affidare a un sistema di riferimento che sia disponibile per tutta la durata del viaggio (riferimenti spazialmente continui); questo requisito è soddisfatto sia dal campo geomagnetico, sia dai reperi astronomici di natura visiva, entrambi utilizzati come riferimenti orientanti durante la migrazione alla stessa stregua di una bussola. Questo tipo di meccanismo (*orientamento menotattico o bussolare*) consiste nel mantenere un determinato angolo rispetto a un sistema di riferimento (campo stimolante) che si traduce in un movimento secondo una rotta determinata. Mantenere una rotta è tuttavia un problema del tutto differente da quello relativo alla individuazione di una meta definita, per la quale devono entrare in gioco meccanismi di navigazione completamente differenti. Infatti un meccanismo di *navigazione* implica primariamente la capacità di determinare la propria posizione rispetto alla meta e quindi la direzione da tenere per raggiungerla. Secondo la classica ipotesi di Kramer (1951), una simile strategia sarebbe portata a termine in due fasi distinte: nella prima (fase di mappa) l'animale stabilisce (per comparazione od integrazione, vedi Schmidt-Koenig 1979) la propria posizione rispetto alla meta da raggiungere; successivamente determina la direzione da prendere e da mantenere durante il percorso per raggiungerla (fase di bussola).

Un simile processo, comune anche all'*homing* da luoghi sconosciuti, ammette una conoscenza diretta della meta, fatto che non si verifica per i giovani al primo spostamento migratorio; per questi ultimi entrano in gioco meccanismi differenti, basati su informazioni innate e geneticamente trasmesse, che determinano il raggiungimento di aree di svernamento (Gwinner & Wiltschko 1978; Berthold & Querner 1981).

Negli uccelli, la capacità di utilizzare riferimenti astronomici e geomagnetici per determinare direzioni geografiche è innata. Tuttavia alcuni meccanismi bussolari (stellare e solare) sembrano necessitare di una calibrazione direzionale appresa sul riferimento del campo geomagnetico. Infatti si pensa che gli uccelli siano capaci di

usare la bussola magnetica fin dalla nascita, mentre dovrebbero imparare, osservandolo, il movimento apparente del Sole e delle stelle e dovrebbero calibrarlo sulle informazioni direzionali geomagnetiche (Wiltschko R & Wiltschko W 1995).

Le informazioni direzionali fornite dai diversi riferimenti orientanti (solare, stellare, geomagnetico) sono contemporaneamente (campo geomagnetico, riferimento astronomico) o alternativamente (Sole o stelle) disponibili. Questo presuppone che durante lo spostamento migratorio avvenga a più riprese un processo di calibrazione o di integrazione delle informazioni direzionali. Poiché le informazioni direzionali provenienti dai diversi riferimenti possono essere non univoche si pone il problema di capire quali siano i rapporti gerarchici tra i differenti meccanismi bussolari. Tuttavia la presenza di molteplici sistemi di bussole potrebbe permettere ai migratori di superare situazioni critiche in cui un riferimento prima disponibile non risulta più accessibile o presenta anomalie rispetto al suo normale andamento. La ridondanza di sistemi bussolari è sicuramente accompagnata da meccanismi di integrazione e coordinamento che consentano ai migratori di passare, in caso di necessità, da un sistema all'altro senza compiere errori di orientamento che potrebbero essere fatali.

I rapporti gerarchici tra i diversi sistemi e le strategie di utilizzo integrato non sono ancora ben definiti e sono al centro di un acceso dibattito (Cochran et al. 2004; Muheim et al. 2006a, 2006b, 2007, 2008; Wiltschko et al. 2008a, 2008b). Pertanto il presente lavoro di tesi si propone di indagare i rapporti gerarchici tra le bussole e la calibrazione dei riferimenti direzionali.

1.1 Le bussole

Le bussole utilizzate dai migratori si basano su riferimenti di diversa natura, tra cui il campo geomagnetico (Emlen 1970; Able 1982; Moore 1987; Schmidt-Koenig 1990; Munro & Wiltschko R 1995; Wiltschko & Wiltschko 1995) e riferimenti di tipo visivo come le stelle, il Sole e la luce polarizzata prodotta dal Sole stesso.

1.1.1 Bussola magnetica

La bussola magnetica utilizza come riferimento il campo magnetico terrestre: la Terra infatti è paragonabile ad un dipolo magnetico, con linee di forza entranti al polo nord magnetico e uscenti al polo sud magnetico. In ogni punto della superficie terrestre, il campo geomagnetico è rappresentabile da un vettore, caratterizzato in ogni punto da inclinazione, intensità e declinazione. L'inclinazione varia da 0° a 90° spostandosi dall'equatore ai poli; l'intensità è massima ai poli e minima all'equatore e varia tra 63000 nT e 23000 nT; la declinazione rappresenta la distanza in gradi tra nord magnetico e nord geografico.

Queste componenti variano gradualmente passando dai poli all'equatore, tranne che in alcune zone, dette zone di anomalia magnetica, dove il campo assume valori che si discostano dal suo normale andamento. Per il resto il campo geomagnetico può considerarsi relativamente stabile per essere usato come riferimento bussolare, anche se in realtà subisce variazioni temporali anche consistenti che potrebbero portare a errori navigazionali se usato come riferimento di mappa (Courtillet et al. 1997).

L'ipotesi che il campo magnetico sia utilizzato come riferimento bussolare era stata avanzata in seguito all'osservazione che spesso migratori notturni si orientavano correttamente anche senza aver accesso a riferimenti visivi del cielo. L'ipotesi è stata confermata da esperimenti in cui modificando con bobine di Helmholtz la direzione del nord magnetico si assisteva in modo corrispondente a un'alterazione dell'orientamento di pettirossi saggiati in gabbie circolari di orientamento durante la migrazione primaverile (Wiltschko 1968). L'utilizzo di una bussola magnetica è stato successivamente dimostrato in molte specie di migratori, per la maggior parte notturni (Wiltschko & Wiltschko 2007, Tabella 1.1). Alcuni autori hanno proposto che la bussola magnetica sia una bussola a inclinazione, ovvero che la direzione dei poli sia determinabile dagli uccelli non sulla base della polarità, ma sulla base dell'inclinazione delle linee del campo magnetico terrestre. Secondo questo modello gli animali sarebbero in grado di stabilire la direzione del polo e dell'equatore piuttosto che la direzione del nord magnetico (Wiltschko & Wiltschko 1995, Fig. 1.1).

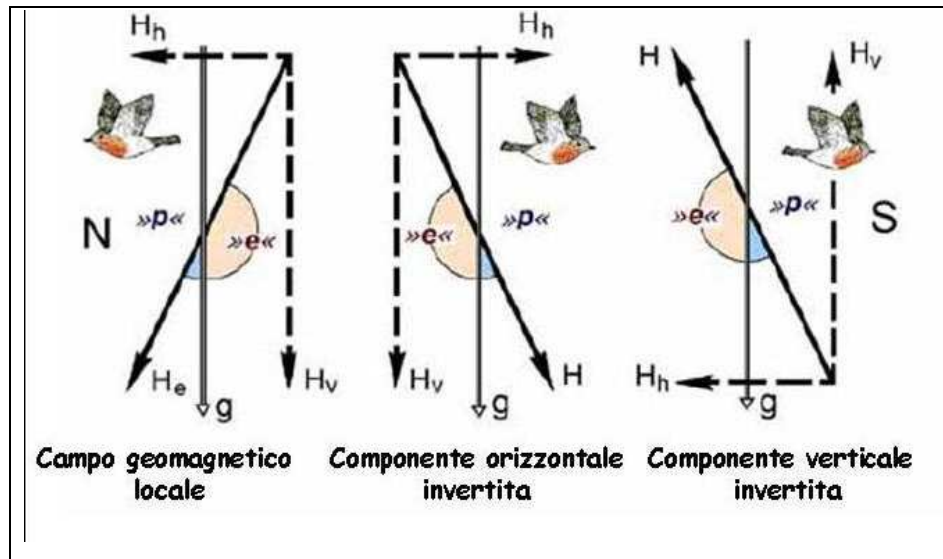


Fig. 1.1 Schema che illustra il funzionamento della “bussola ad inclinazione”. N, S: rispettivamente nord e sud magnetico; H_e : vettore del campo geomagnetico; H : vettore magnetico; H_h , H_v , rispettivamente componente orizzontale e verticale; g : vettore gravità; $\gg p \ll$ direzione “verso il polo” rappresentata dall’angolo acuto formato dal vettore magnetico e il vettore gravità; $\gg e \ll$ direzione “verso l’equatore”. (Wiltschko & Wiltschko 1996)

Non tutti gli studiosi concordano con questa ipotesi; infatti esperimenti condotti da Rabøl (2002) su diverse specie di migratori saggiati in imbuto di Emlen in campo magnetico invertito non hanno evidenziato differenze nell’orientamento di questi rispetto ai controlli, saggiati in campo magnetico locale. Per quanto riguarda l’utilizzo della polarità e dell’intensità del campo magnetico non si hanno ancora evidenze sperimentali anche se è noto che gli uccelli sono sensibili all’intensità: infatti in alcuni esperimenti è stato osservato che gli animali utilizzano il campo magnetico come riferimento soltanto entro una finestra piuttosto ristretta di intensità. Essi tuttavia sono capaci di abituarsi ad un campo magnetico anomalo in alcuni giorni e ciò permette probabilmente agli animali di superare zone che presentano intensità diverse durante il loro viaggio (Wiltschko & Wiltschko 1996).

Tabella 1.1 Specie che hanno mostrato di utilizzare una bussola magnetica; * specie per cui è stato mostrato un meccanismo ad inclinazione e rispettivo riferimento bibliografico.

Specie	Riferimenti bibliografici
<i>Erithacus rubecula</i> (Muscicapidae)*	Wiltchko W & Merkel (1966), Wiltchko W & Wiltchko (1972)
<i>Ficedula hypoleuca</i> (Muscicapidae)*	Beck & Wiltchko (1981)*
<i>Oenanthe oenanthe</i> (Muscicapidae)	Sandberg et al. (1991)
<i>Sylvia communis</i> (Sylviidae)	Wiltchko W & Merkel (1971)
<i>Sylvia borin</i> (Sylviidae)*	Wiltchko W (1974)*
<i>Sylvia cantillans</i> (Sylviidae)	Wiltchko W & Wiltchko (1975)
<i>Sylvia atricapilla</i> (Sylviidae)*	Viehmann (1979)*
<i>Regulus regulus</i> (Sylviidae)	Weindler (1994)*
<i>Prunella modularis</i> (Prunellidae)	Bingman & Wiltchko (1988)
<i>Zosterops lateralis</i> (Zosteropidae)*	Wiltchko W et al. (1993)*
<i>Lichenostomus chrysops</i> (Meliphagidae)*	Munro & Wiltchko R (1993)*
<i>Vireo R. olivaceus</i> (Vireonidae)	Sandberg & Moore (1996)
<i>Carpodacus erythrinus</i> (Fringillidae)	Shumakov & Vinogradova (1992)
<i>Fringilla coelebs</i> (Fringillidae)	Bäckman et al. (1997)
<i>Passerina cyanea</i> (Emberizidae)	Emlen et al. (1976)
<i>Passerculus sandwichensis</i> (Emberizidae)	Bingman (1981); Able & Able (1993)
<i>Plectrophenax nivalis</i> (Emberizidae)	Sandberg R & Pettersson J (1996)
<i>Dolichonyx oryzivorus</i> (Icteridae)*	Beason & Nichols (1984); Beason (1989)*

Per quanto riguarda la percezione del campo magnetico non sono state ancora identificate le strutture deputate alla codificazione di tale stimolo anche se recenti studi hanno ipotizzato un coinvolgimento di fotorecettori detti criptocromi, in grado di trasdurre il segnale attraverso una catena di reazioni che implica trasferimenti di elettroni e formazioni di triplette di radicali (Ritz et al. 2000). Questi processi fornirebbero agli animali l'informazione direzionale utilizzata durante l'orientamento bussolare.

1.1.2 Bussola stellare

L'utilizzo delle stelle come riferimento per orientarsi durante la migrazione fu scoperta da Sauer (1957), che per primo saggiò l'orientamento di uccelli in planetari in risposta ad alterazioni dell'aspetto, della posizione e del moto apparente delle costellazioni. Gli esperimenti più importanti sulla bussola stellare, condotti da Emlen

(1967) sul ministro (*Passerina cyanea*), hanno dimostrato che animali allevati in un planetario che riproduceva il cielo naturale mostravano un orientamento in gabbia simile a quello dei conspecifici in natura; mentre se il cielo del planetario veniva ruotato di 180° gli uccelli modificavano la loro direzione in maniera corrispondente. In un altro esperimento (1970) Emlen allevò giovani di ministro in un planetario artificiale in cui il cielo ruotava attorno a Betelgeuse, stella della costellazione di Orione, anziché intorno alla Stella Polare. Una volta appreso questo falso nord gli animali non riuscivano più ad orientarsi sotto il cielo naturale. La capacità di utilizzare le stelle come riferimento per orientarsi è innata, ma la scelta del riferimento stellare corrispondente al nord geografico è appresa e avviene solo se in una fase sensibile dello sviluppo giovanile gli animali possono osservare il pattern di rotazione apparente della volta celeste attorno ad una stella. Quindi l'osservazione della configurazione statica delle costellazioni è sufficiente per orientarsi soltanto se nella fase ontogenetica della bussola si è osservato anche il loro movimento apparente. I risultati di Emlen furono confermati da esperimenti condotti in seguito sul beccafico *Sylvia borin*. (Wiltschko W et al. 1987): gli animali saggiati sotto un planetario artificiale estremamente semplificato, costituito soltanto da 16 punti luminosi che ruotavano attorno ad un centro, appresero questa configurazione e si orientarono in modo coerente con essa. Tale risultato conferma l'ipotesi che l'elemento fondamentale per l'apprendimento dei riferimenti stellari utili per l'orientamento bussolare stellare non sia un preciso pattern di costellazioni, ma piuttosto la percezione di un movimento rotatorio attorno ad un centro. Questo meccanismo non sembra avere natura cronometrica, ovvero non sembra richiedere una compensazione temporale continua delle variazioni di azimuth di una o più stelle. Secondo alcuni studi è possibile che la bussola stellare possa essere ricalibrata più volte durante la vita adulta, probabilmente sulla base delle informazioni fornite dal campo geomagnetico (Wiltschko & Wiltschko 1990).

1.1.3 Bussola solare e luce polarizzata

Per i migratori diurni ma anche per i notturni che si mettono in movimento al crepuscolo, il Sole costituisce un importante punto di riferimento per l'orientamento bussolare. I primi esperimenti che hanno dimostrato il ruolo di questo astro sono stati condotti negli anni 50 da Kramer sugli storni (*Sturnus vulgaris*); in questo studio storni mantenuti in cattività durante il periodo migratorio con libero accesso alla vista del Sole mostravano un orientamento analogo a quello di storni liberi, cosa che non si verificava se l'accesso al Sole era impedito (Kramer 1949). In altri esperimenti (Kramer 1951) la vista diretta del Sole era oscurata, ma era visibile la sua immagine riflessa in uno specchio, simulando una posizione azimutale diversa da quella reale. Gli storni si orientavano in accordo alla immagine del Sole riflessa nello specchio. Infatti, l'informazione utilizzata come riferimento per orientarsi è l'azimuth solare, cioè la proiezione del Sole sull'orizzonte, piuttosto che la posizione zenitale del Sole, cioè la sua altezza.

La bussola solare funziona con un meccanismo cronometrico: infatti per utilizzarla gli animali devono essere in grado di compensare le variazioni azimutali del Sole durante il suo moto apparente, cambiando continuamente l'angolo rispetto ad esso. Questo è reso possibile grazie ad un orologio interno circadiano in fase con l'alternanza luce/buio dovuta alla rotazione terrestre (Hoffmann 1960, Schmidt-Koenig et al. 1991). Se il ritmo endogeno viene sfasato rispetto al ciclo luce/buio naturale (esperimenti di clock-shift), si osserva che gli uccelli trattati deviano rispetto alla direzione attesa (Schmidt-Koenig 1960, 1961). La capacità di utilizzare la bussola solare è innata ma la compensazione del moto apparente del Sole e la calibrazione sul nord o sul sud geografico sembrano essere apprese; in questo processo svolgono un ruolo importante anche altri riferimenti orientanti, in primo luogo il campo geomagnetico (Wiltschko & Wiltschko 1990; Berthold 1996).

Il Sole è importante per l'orientamento anche in quanto fonte di luce polarizzata: infatti la luce solare attraversando l'atmosfera assume un certo grado di polarizzazione lineare in seguito all'incontro con varie molecole, prevalentemente O₂ e N₂. Tale processo, detto "polarizzazione per scattering" genera nel cielo un complesso pattern di polarizzazione in cui ad ogni punto del cielo è associato un

vettore E (componente elettrica del vettore elettromagnetico costituente l'onda luminosa) caratterizzato da un certo angolo e grado di polarizzazione. La percentuale di polarizzazione in questo pattern è minima attorno al Sole ed aumenta gradualmente fino ad essere massima in corrispondenza della Banda di Massima Polarizzazione (BMP). Essendo tale pattern solidale col Sole, la BMP all'alba e al tramonto forma un anello che attraversa lo zenith risultando massimamente visibile da parte degli animali (Fig. 1.2).

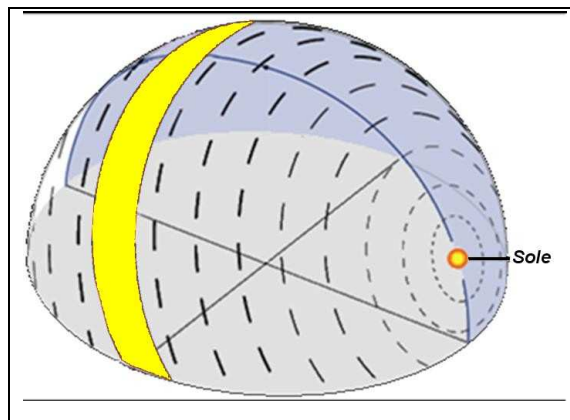


Fig. 1.2 Pattern di polarizzazione del cielo; in giallo è indicata la banda di massima polarizzazione (BMP).

Recenti studi hanno ipotizzato che le informazioni provenienti dalla zona in cui la BMP interseca l'orizzonte, all'alba e al tramonto svolgano un ruolo cruciale nella ricalibrazione della bussola magnetica in situazioni in cui le informazioni visive e magnetiche non sono coerenti: infatti l'intersezione della BMP con l'orizzonte fornisce un'informazione indipendente dall'altezza dell'orizzonte e che non necessita di un meccanismo di compensazione (Moore & Phillips 1988; Muheim et al. 2006b, 2007). Tali ricerche ipotizzano anche un meccanismo di integrazione con cui gli animali potrebbero ricavare un riferimento di nord geografico: infatti, poiché normalmente le intersezioni delle BMP con l'orizzonte sono disposte simmetricamente rispetto all'intersezione del meridiano solare (tranne che agli equinozi quando esse coincidono con l'asse nord-sud), gli animali potrebbero fare semplicemente una media tra le BMP dei due momenti del giorno per ricavare la posizione dell'asse nord-sud. Alcuni esperimenti in cui veniva alterato il pattern di

polarizzazione (Helbig 1990; Munro & Wiltshko R 1995) hanno indicato che gli uccelli possono percepire la luce polarizzata, in quanto gli animali saggiati mostravano cambiamenti di orientamento coerenti con la manipolazione. Pur essendo sostenuta anche da alcuni dati sperimentali (Delius et al. 1976), anche se non da tutti condivisi (Coemans et al. 1994), tale capacità non è stata ancora definitivamente dimostrata e soprattutto il meccanismo sensoriale coinvolto non è conosciuto: un'ipotesi è che siano coinvolti recettori detti doppi coni che non si trovano nei mammiferi, altamente sensibili alla luce UV e in grado di tradurre il pattern di luce polarizzata in un gradiente di colori (Beason & Semm 1991). Poiché l'orientamento dei pigmenti visivi nei fotorecettori dei vertebrati è perpendicolare a tutti i possibili piani di polarizzazione della luce in entrata, le differenze nell'angolo di polarizzazione non influenzano la quantità di energia assorbita dal pigmento visivo. Il doppio cono invece potrebbe individuare l'orientamento della luce polarizzata utilizzando la dispersione prodotta dall'attraversamento della membrana cellulare e la conseguente polarizzazione della luce. Pertanto differenti piani di polarizzazione si potrebbero tradurre in diverse quantità di energia trasferita al pigmento.

1.2 Interazione tra i diversi sistemi bussolari

Nel paragrafo 1.1 sono stati descritti i sistemi di riferimento utilizzati dai migratori per mantenere una rotta. Un aspetto interessante relativo ai problemi di orientamento durante la migrazione è la differenza tra giovani e adulti; infatti, mentre questi ultimi hanno già avuto esperienza sia del percorso sia della meta, i giovani alla prima migrazione non conoscono l'area che devono raggiungere né quella che devono sorvolare per raggiungerla. Esperimenti di dislocamento condotti su individui rilasciati e ricatturati (Perdeck 1958, 1964) e su individui in gabbia (Mouritsen & Larsen 1998) hanno evidenziato una differente risposta in giovani ed adulti in seguito allo spostamento subito: infatti mentre gli adulti sono in grado di compensare il dislocamento e ritornare sulla rotta che li porterà alle aree di svernamento, i giovani invece continuano a migrare come se non fossero stati dislocati coprendo la distanza

che avrebbero percorso durante il loro viaggio, senza però raggiungere l'area bersaglio. Questi risultati sono coerenti con l'ipotesi che i giovani posseggano un'informazione innata sulla direzione di migrazione espressa in coordinate polari, cioè come una distanza e una direzione rispetto al punto di partenza (Mouritsen 1998, 2000). Tale informazione verrebbe trasmessa da una generazione alla successiva (Berthold & Querner 1981; Helbig 1991) e metterebbe gli animali in condizione di conoscere la lunghezza approssimativa del volo in termini di attività migratoria, cioè indicando per quanto tempo migrare (Gwinner 1968, 1974) oltre alla direzione da mantenere (Gwinner & Wiltschko 1978). Questi meccanismi tipici della prima migrazione giovanile vengono definiti come navigazione vettoriale (Schmidt-Koenig 1973) o modello clock-and-compass (Berthold 1996).

1.2.1 Determinazione della rotta nei giovani al primo viaggio

Periodo premigratorio

Il programma di migrazione endogeno deve essere tradotto in una rotta; per spiegare come tale problema viene risolto dai migratori, secondo alcuni autori (Weindler et al. 1996; Wiltschko W et al. 1998b), si può ipotizzare un processo costituito da due fasi. Nella prima, durante il periodo premigratorio, gli individui “leggerebbero” sulla bussola la propria tendenza innata a orientarsi in una certa direzione; nella seconda, durante la fase di migrazione attiva, i giovani manterrebbero tale direzione sempre con l'aiuto di una bussola. Per quanto riguarda i giovani, i processi che portano all'individuazione della rotta sono stati studiati in numerosi esperimenti in gabbia e i dati disponibili sono più consistenti rispetto alle osservazioni fatte sugli adulti, per i quali la ricerca si è concentrata soprattutto sull'orientamento bussolare.

Gli esperimenti per studiare come la direzione migratoria viene determinata prima della migrazione prevedono manipolazioni dei riferimenti orientanti durante la fase premigratoria, e successivamente l'osservazione delle preferenze direzionali esibite dagli animali nella fase di migrazione attiva (Bingman 1983; Able & Able 1990b, 1993; Prinz & Wiltschko 1992; Weindler & Liepa 1999). I risultati di ricerche

condotte sui giovani alla prima migrazione hanno mostrato che per convertire l'informazione genetica direzionale in una direzione geografica sono utilizzati principalmente due sistemi di riferimento: la rotazione celeste e il campo magnetico. Il ruolo della rotazione celeste è stato per la prima volta dimostrato da Emlen (vedi 1.1.2 Bussola stellare) con riferimento al cielo notturno, ma studi successivi hanno mostrato che anche il cielo di giorno trasmette informazioni sulla rotazione celeste (Able & Able 1993; Weindler et al. 1998). Il ruolo del campo magnetico nell'individuazione della direzione migratoria nei giovani è stato dimostrato da esperimenti con molte specie di giovani passeriformi (Wiltschko W & Gwinner 1974; Bingman 1981; Beck & Wiltschko 1982; Bletz et al. 1996). Questi esperimenti hanno dimostrato che questo riferimento è sufficiente per stabilire la direzione migratoria alle latitudini temperate. Tuttavia per i giovani di specie nidificanti a latitudini più elevate dove l'inclinazione delle linee del campo magnetico diventa maggiore, tale informazione non sembra essere sufficiente per determinare in modo preciso la direzione di migrazione, pur indicando l'asse di migrazione. In questa situazione l'aiuto fornito dall'informazione ricavata dalla rotazione celeste permette di ricavare una direzione unimodale (Shumakov & Zelenova 1988; Weindler et al. 1995). Pertanto, anche se il campo geomagnetico e la rotazione terrestre rappresentano due sistemi di riferimento in grado di garantire entrambi la determinazione della rotta migratoria, sembra importante in molti casi un utilizzo integrato dei due riferimenti per ottenere la rotta migratoria popolazione-specifica. Per esempio, uccelli come i beccafichi di popolazioni nidificanti nella Germania meridionale, che hanno rotte autunnali che deviano marcatamente da sud e puntano a sud-ovest, sembrano aver bisogno dell'informazione fornita dal campo magnetico per stabilire la rotta popolazione-specifica. Infatti in alcuni esperimenti i beccafichi esposti durante il periodo premigratorio a un cielo rotante artificiale in campo magnetico verticale e successivamente saggiati in campo magnetico locale si sono diretti a sud, mentre individui esposti allo stesso cielo in campo magnetico locale si sono orientati a sud-ovest, cioè nella direzione specifica della popolazione (Weindler et al. 1996). Questi risultati suggeriscono che la rotazione celeste da sola non permetta di convertire l'informazione innata nella rotta di svernamento popolazione-specifica, ma fornisca solo una generica indicazione di sud geografico. Per spiegare

il contributo fornito dai due sistemi di riferimento nella determinazione della rotta durante la fase premigratoria, alcuni autori hanno proposto un modello secondo il quale la direzione intrapresa dai migratori originerebbe da due componenti (Wiltschko et al. 1998b; Wiltschko & Wiltschko 2003). La prima componente indicherebbe una generica direzione di sud e potrebbe essere fornita sia dal campo magnetico sia dalla rotazione celeste. Molti studi indicano che durante la fase premigratoria i giovani preferiscono la rotazione celeste. In particolare esperimenti di conflitto hanno mostrato che giovani allevati sotto cielo naturale in campo magnetico alterato, quando saggiati con solo campo geomagnetico disponibile, hanno mostrato di aver ricalibrato la bussola magnetica sulla rotazione celeste (Bingman 1983, Able & Able 1990a, 1990b, 1993, 1995a, 1995b; Prinz & Wiltschko 1992), quando invece sono stati saggiati senza l'informazione direzionale fornita dal campo magnetico, ma potendo osservare la rotazione celeste, si sono orientati nella direzione attesa per la stagione (Wiltschko W et al. 1987; Bingman 1994). Tuttavia, se l'informazione celeste non è disponibile, la direzione di sud viene ricavata dal campo magnetico (Wiltschko W & Gwinner 1974; Beck & Wiltschko 1982; Bletz et al. 1996).

La seconda componente che entra in gioco nella determinazione della rotta sembra essere l'informazione che indica la deviazione popolazione-specifica dal sud geografico e che sembra essere codificata come un angolo magnetico. Secondo alcuni autori (Wiltschko et al. 1998b) questo modo di codificare l'informazione innata nella rotta migratoria, a prima vista complesso, potrebbe portare in sé molti vantaggi. Infatti, poiché il sud magnetico può variare su intervalli di tempo lunghi, a causa delle variazioni secolari del campo magnetico (Courtillet et al. 1997) e dei cambiamenti considerevoli subiti dalla declinazione magnetica, la rotazione celeste potrebbe costituire un riferimento più adatto per codificare un'informazione che deve essere geneticamente trasmessa. D'altra parte, mentre la direzione di migrazione dei giovani al primo viaggio includerà sempre una forte componente di sud, la direzione popolazione-specifica varia da una popolazione all'altra e nel tempo può variare anche nell'ambito della stessa popolazione sia a causa di mutamenti ecologici che di variazioni del campo magnetico. Pertanto l'utilizzo del campo magnetico per codificarla potrebbe favorire gli adattamenti necessari.

Periodo migratorio

La seconda fase dell'orientamento migratorio implica ancora l'utilizzo di una bussola; la rotta migratoria codificata nella fase premigratoria viene convertita in direzione bussolare ogni volta che gli animali cominciano un volo migratorio. Per specie con rotte non rettilinee si pone anche il problema di quando mettere in atto i cambiamenti di rotta. Per esempio esemplari di Beccafico, *Sylvia borin*, appartenenti alle popolazioni dell'Europa centrale, presentano una rotta costituita da due segmenti: il primo diretto a SW che permette loro di aggirare Alpi e Mar Mediterraneo; superati questi ostacoli la rotta cambia e il secondo segmento li indirizza verso SSE in modo da raggiungere i quartieri di svernamento. Anche la Balia nera, *Ficedula hypoleuca*, segue una rotta simile. Giovani appartenenti a queste specie, o ad altre con rotte non rettilinee, devono possedere un altro set di informazioni innate da convertire in una seconda direzione bussolare; poco si sa su questo processo che potrebbe essere analogo a quello effettuato prima della partenza, anche se alcuni risultati fanno pensare che la seconda direzione di migrazione non sia stabilita durante la fase premigratoria ma più tardi, con un ruolo importante giocato dal campo magnetico (Gwinner & Wiltschko 1978; Beck & Wiltschko 1988). Oltre a dover stabilire una seconda rotta, un problema altrettanto importante è decidere quando abbandonare la prima direzione in favore della seconda; questo cambiamento sembra stabilito con strategie diverse da specie differenti: per esempio mentre per il Beccafico il cambiamento di direzione sembra controllato principalmente dal programma temporale endogeno (Gwinner & Wiltschko 1978; Munro et al. 1993), altre specie, come per esempio la Balia nera, necessitano di un innesco esterno, probabilmente fornito dalle condizioni magnetiche della regione in cui il cambiamento viene effettuato (Beck & Wiltschko 1988) ma da cui potrebbero non essere estranee informazioni ambientali, di tipo geografico ed ecologico. Una volta raggiunta l'area specifica della popolazione la migrazione non termina bruscamente; i giovani compiono movimenti nei dintorni fino a trovare un'area sfruttabile all'interno dell'area raggiunta, che viene scelta e ritrovata nei viaggi successivi.

Il primo viaggio di ritorno ai quartieri riproduttivi si differenzia dai successivi in quanto, anche se la meta è conosciuta, non necessariamente è nota anche la rotta da percorrere; infatti, per molte specie, la strada del ritorno non coincide con quella percorsa all'andata ma è più diretta. Alcuni risultati (Gwinner & Wiltschko 1980) suggeriscono che i migratori posseggano un set di informazioni innate anche per codificare il viaggio di ritorno. D'altra parte esperimenti di dislocamento su larga scala (Drost 1938; Perdeck 1958, 1964) mostrano chiaramente un coinvolgimento di processi navigazionali durante la migrazione primaverile. Infatti giovani alla prima migrazione primaverile sono in grado di compensare il dislocamento subito (Perdeck 1967), cosa che non riescono a fare nell'autunno durante la prima migrazione. Questa risposta dipende dal fatto che in primavera la meta non è più sconosciuta ed entrano in gioco processi navigazionali che prevalgono, in caso di conflitto, sulle informazioni innate (Perdeck 1958).

1.2.2 Determinazione della rotta negli adulti

I rapporti gerarchici dei diversi sistemi di riferimento durante le migrazioni degli adulti sono invece meno chiari anche se sono stati indagati in vari esperimenti di conflitto; questo dipende dal fatto che i risultati ottenuti sono eterogenei e spesso contrastanti. (Åkesson 1994; Wiltschko et al. 1997; 1998a; Wiltschko & Wiltschko 1999). In particolare una recente revisione (Muheim et al. 2006a) analizza questi risultati evidenziando una sostanziale dominanza dei riferimenti celesti sulla bussola magnetica quando gli individui sono stati esposti al conflitto di informazioni durante la fase premigratoria e successivamente saggiate (Bingman 1983; Prinz & Wiltschko 1992; Able & Able 1993; Weindler & Liepa 1999); la situazione sembra cambiare quando gli individui sono esposti al conflitto durante il periodo migratorio in quanto alcuni esperimenti riportano in questo caso una dominanza dell'informazione magnetica su quella visiva (Sandberg et al. 2000; Åkesson et al. 2002; Wiltschko et al. 1998b, 1999, 2001) ma altri non concordano con questo risultato generale (Able & Able 1995a; Cochran et al. 2004; Muheim et al. 2006b, 2007). Questa

problematica è stata affrontata in modo esteso al Capitolo 5 in quanto costituisce un aspetto importante in questa tesi.

1.3 Scopo della tesi

La presente tesi riporta i risultati di indagini sperimentali relative ai meccanismi di funzionamento di sistemi bussolari utilizzati dagli uccelli per mantenere una direzione appropriata durante la migrazione. Questi aspetti sono stati studiati in due specie di Passeriformi con strategie migratorie differenti, per evidenziare eventuali differenze specie specifiche e connesse all'habitus migratorio. Sono stati utilizzati come soggetti sperimentali sia esemplari di Rondine, *Hirundo rustica*, migratore diurno, sia esemplari di Balia nera, *Ficedula hypoleuca*, migratore notturno. Nella Rondine sono stati indagati l'utilizzo e i meccanismi di funzionamento della bussola magnetica valutando il comportamento di individui dislocati dal sito di roost; negli esperimenti con la Balia nera sono stati saggiati individui in migrazione attiva nello stesso sito di cattura, cercando di determinare in questo caso anche i rapporti gerarchici esistenti tra i sistemi bussolari utilizzati, in particolare la bussola magnetica e la bussola solare basata sulla luce polarizzata. Gli esperimenti sulla Rondine sono stati condotti durante la migrazione postnuziale, mentre quelli sulla Balia nera durante quella prenuziale per evidenziare un'eventuale influenza della stagione e della differente motivazione sull'orientamento dei migratori; anche i siti sperimentali scelti sono spazialmente distinti in quanto le rondini sono state catturate in diversi siti di sosta in Toscana e dislocate nel laboratorio di Arnino (PI) dove sono state saggiate, mentre le balie nere sono state catturate sull'Isola di Ventotene e sia il mantenimento in cattività sia gli esperimenti sono stati condotti presso il Museo ornitologico presente sull'isola.

2. Le specie

2.1 Rondine *Hirundo rustica* Linnaeus 1758

La Rondine, passeriforme appartenente alla famiglia degli Hirundinidae è una specie migratrice ampiamente distribuita a livello mondiale (Fig 2.1). Tale specie è assente solo nella tundra Artica e nelle zone estese di foresta e deserti.

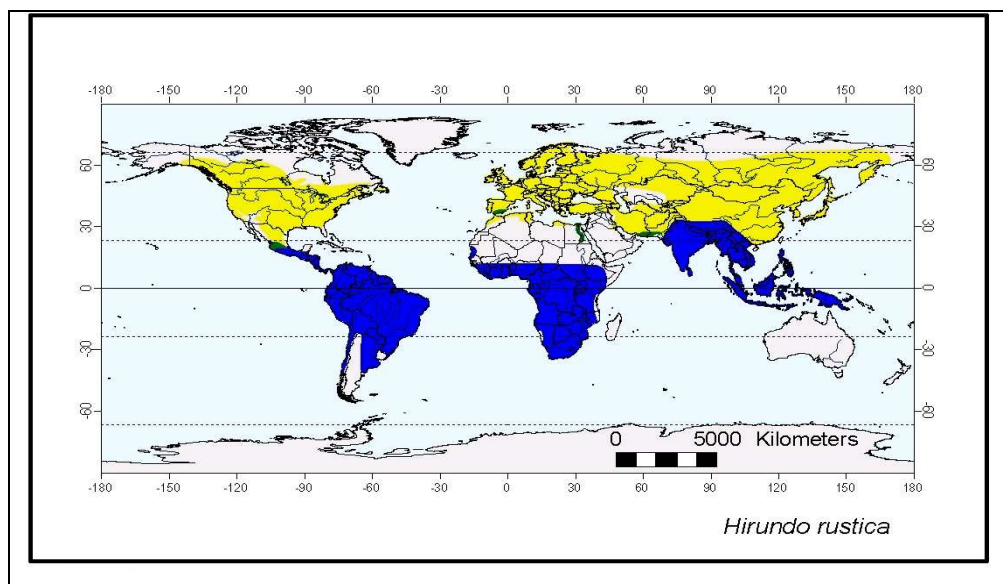


Fig. 2.1 Distribuzione geografica della Rondine; in giallo le aree di accoppiamento ed in blu le aree contronziali.

Dal punto di vista morfologico, la Rondine presenta un mantello blu-metallico nelle parti superiori, che diventa bianco crema nelle parti inferiori e sotto la gola presenta una banda pettorale blu scura (Fig. 2.2); la coda è forcuta con le timoniere esterne più lunghe nei maschi rispetto alle femmine (Svensson 1992; Jenni & Winkler 1994). Questa è l'unica caratteristica che permette di discriminare i maschi dalle femmine, infatti non c'è un dimorfismo sessuale spiccato tranne che per le dimensioni, maggiori nel maschio. Anche la misura delle timoniere non permette sempre tale discriminazione in quanto esiste un range di lunghezze che è condiviso da entrambi i sessi.



Fig. 2.2 Esempolari di Rondine

La gola e la fronte presentano macchie rosso mattone, molto intense negli adulti di un colore meno acceso nei giovani, che presentano complessivamente una colorazione più opaca rispetto agli adulti (Svensson 1992; Jenni & Winkler 1994). Alcune caratteristiche, quali becco e collo corti, ali lunghe e appuntite, tarsi ridotti e un'ottima vista, costituiscono dei veri e propri adattamenti che consentono a questi animali di compiere voli prolungati, necessari per alimentarsi in quanto la tecnica di foraggiamento adottata prevede la cattura di insetti (soprattutto Coleoptera, Hymenoptera, Hemiptera, Lepidoptera e Diptera) durante il volo. Durante la stagione riproduttiva i luoghi di foraggiamento sono generalmente molto vicini al sito di nidificazione, fino ad un massimo di ca. 600 m di distanza.

Generalmente solitarie durante la riproduzione, diventano fortemente gregarie durante la migrazione o lo svernamento, aggregandosi a volte anche con altre specie di irundinidi. Al tramonto si riuniscono in enormi stormi e si ritirano a trascorrere la notte in dormitori: canneti, campi di erba elefante, cespugli. Nel periodo autunnale in Europa si riuniscono in roosts in aree umide e canneti durante la migrazione.

La Rondine è una specie monogama, che presenta fedeltà ai siti riproduttivi: i giovani di un anno tornano spesso a nidificare nelle vicinanze del luogo di nascita. Il maschio sceglie il sito, e lo mostra alla compagna con voli e canti; a questo punto comincia la costruzione del nido, costituito da una coppa di fango poco profonda, che viene terminato in una settimana. I principali siti di nidificazione sono strutture costruite dall'uomo (edifici, ponti ecc.), mentre i nidi in siti naturali, quali ad esempio falesie o cavità degli alberi, sono sempre più rari. La covata consiste di 4-5 uova di colore biancastro che sono incubate solo dalla femmina; il periodo di incubazione dura ca. 15 giorni. I nidiacei impiegano ca. 21 giorni per giungere all'involto, durante i quali sia il maschio che la femmina contribuiscono in maniera analoga all'allevamento della prole.

Per quel che riguarda la migrazione, le rondini si spostano durante il giorno percorrendo notevoli distanze, arrivando a muoversi dall'Europa centro settentrionale fino anche a regioni dell'Africa sub-sahariana dell'India e dell'Arabia (Moreau 1972; Cramp 1988; Turner & Rose 1989). Numerose ricatture indicano che uccelli inanellati in Inghilterra passano l'inverno nell'est del Sud Africa, animali scandinavi o siberiani sono stati trovati in Congo e in Sud Africa, altri dell'Europa centrale in Congo e Ghana (Moreau 1961). Tuttavia sempre più spesso piccole popolazioni di rondini restano a svernare entro l'area paleartica, probabilmente in conseguenza dell'aumento della temperatura. I voli di dispersione dei giovani cominciano in luglio, ma la migrazione vera e propria inizia durante i primi giorni di agosto; il passo autunnale ha il suo picco in settembre e nella prima metà di ottobre. La rotta migratoria di questa specie non è ancora stata chiarita in maniera precisa anche se sembrano esistere due direttrici fondamentali, una diretta verso SW e l'altra verso SE, che subiscono una progressiva deviazione, rispettivamente verso SSE e verso S, durante l'attraversamento delle regioni mediterranee o dell'Africa del Nord. È stato dimostrato che popolazioni diverse di rondini europee affrontano l'inverno in zone

distinte dell'Africa (Huin & Sparks 1998). La migrazione primaverile, almeno per quel che riguarda le popolazioni dell'Europa centrale e occidentale, sembra avvenire secondo una rotta differente più diretta rispetto a quella autunnale e maggiormente spostata verso est (Curry-Lindhal 1981). Le prime rondini ritornano nell'Europa nordoccidentale nella seconda metà di marzo, anche se i principali arrivi si hanno tra aprile e maggio. I maschi raggiungono per primi i luoghi di nidificazione, seguiti poco più tardi dalle femmine.

2.2 Balia nera *Ficedula hypoleuca* (Pallas) 1764

La Balia nera è un passeriforme migratore trans-sahariano appartenente all'ordine dei Passeriformi e alla famiglia Muscicapidae. Si tratta di animali di piccola taglia (12-14 cm di lunghezza, 13-16 g di peso) caratterizzati da dimorfismo sessuale, più evidente soprattutto dopo la muta invernale. Il piumaggio del maschio durante la stagione riproduttiva infatti presenta una colorazione brillante che varia dal nero a varie gradazioni di marrone (Fig. 2.3), probabilmente correlato con la popolazione di appartenenza; inoltre il maschio presenta spot bianchi sulla fronte e una maggior quantità di bianco sulle penne terziarie.



Fig. 2.3 Esemplare maschio di Balia nera in abito riproduttivo

Per quanto riguarda la femmina il piumaggio è invece marrone chiaro, simile a quello degli individui giovani in primavera; in autunno anche il piumaggio dei maschi adulti è più simile a quello della femmina e la distinzione diventa meno immediata.

L'alimentazione comprende soprattutto insetti, in particolare Imenotteri (formiche, api e vespe) e Coleotteri, che vengono cacciati in volo oppure predati a terra o sui rami. Trattandosi di una specie insettivora, la dieta è costituita soprattutto da Imenotteri, Ditteri e Coleotteri, mentre i nidiacei vengono solitamente nutriti con larve di Lepidotteri. Nonostante ciò, durante l'estate e la migrazione primaverile, in condizioni di carenza di cibo la balia nera si nutre anche di piccole quantità di frutta. Solitamente ha l'abitudine di catturare gli insetti con rapidi ma corti voli tornando raramente allo stesso ramo e si nutre anche frequentemente a terra.

La specie è prevalentemente monogama ma si può assistere ad una regolare poliginia (accoppiamento del maschio con 2 o più femmine) legata alla pluriterritorialità dei maschi, laddove non vi sia una densità di individui che impedisca l'acquisizione di un territorio secondario. Nel corteggiamento il maschio alimenta la femmina durante la formazione delle coppie e questo comportamento continua durante la deposizione delle uova e l'incubazione. La Balia nera nidifica in cavità, in foreste decidue e foreste di conifere; la predazione è il fattore che riduce maggiormente il successo riproduttivo, quindi vengono preferiti i nidi più sicuri, generalmente con un diametro di entrata non superiore a 30 mm e situati sugli alberi più alti. I predatori più comuni sono ermellini, donnole e picchi. La costruzione del nido avviene dopo che il maschio ha attratto la femmina nel sito scelto con canti e ampi voli. In caso di poliginia, dopo la deposizione delle uova, il maschio diminuisce la frequenza del canto e si sposta nel secondo sito dove riprende a cantare per attirare una seconda femmina. Il nido, a forma di coppa, è costituito da frammenti di foglie, radici, fili d'erba, sottili pezzi di corteccia ma anche piume e lana e la sua costruzione avviene per opera della femmina che vi impiega 5-8 giorni; la densità massima è di 21 coppie/ ha (Cramp 1988). La Balia nera alleva una covata all'anno; c'è la possibilità di una seconda covata solo in seguito ad una perdita precoce del nido. L'inizio della deposizione delle uova varia in base alla disponibilità di cibo e il numero di uova deposte varia da

2-3 uova in Sud Africa, aumentando fino a 5-7 uova in Europa, forse perché nelle zone temperate la disponibilità di cibo per animale è più elevata e l'aumento della durata del giorno spostandosi verso nord permette agli uccelli di allevare covate maggiori. La femmina depone un uovo ogni mattina, di colore azzurro; l'incubazione (13-16 giorni) è portata avanti solo dalla femmina ed inizia quando l'ultimo uovo è stato deposto. Quando i piccoli sono nati, sia il maschio sia la femmina contribuiscono ad alimentarli; la dieta dei nidiacei è costituita da Aracnidi, Lepidotteri, Ditteri, Imenotteri e Coleotteri, soprattutto allo stadio larvale. Le balie spesso mostrano fedeltà al sito di nidificazione o di nascita, probabilmente perché hanno familiarità con le risorse locali di cibo e con i potenziali di nidi. In alcuni casi si ritrova invece un pattern di dispersione, che può essere utile per evitare gli incroci tra consanguinei e ridurre il rischio di inbreeding. L'aspettativa di vita nelle balie al massimo può raggiungere i 7-8 anni; l'inizio dell'attività riproduttiva è datata dopo il primo anno di vita (Lundberg & Alatalo 1992).

La Balia nera è un migratore notturno a lungo raggio e il suo areale di distribuzione si estende dall'area Palearctica occidentale all'Africa sub-sahariana centro-occidentale. La maggior parte degli individui trascorre il periodo riproduttivo in boschi decidui o di conifere, ma anche in parchi e giardini, dell'Europa centrale e settentrionale, in particolare nell'area compresa tra Svezia, Bielorussia e Russia occidentale, in cui si stima la presenza di 4-6 milioni di coppie, di cui oltre la metà nella sola penisola scandinava. Avvenuta la riproduzione, gli adulti e i nuovi nati intraprendono la migrazione tra la fine di luglio e l'inizio di agosto per giungere tra settembre e ottobre nell'Africa occidentale, a sud del Sahara, dove trascorrono l'inverno principalmente nelle zone caratterizzate da foreste galleria in Guinea, Costa d'Avorio e Ghana fino a sotto l'Equatore (Moreau 1972; Grimes 1987) dei territori a nord del Golfo di Guinea. I maschi adulti iniziano la migrazione postnuziale per primi in tarda estate, seguiti poi dalle femmine adulte ed in seguito dai giovani. Gli animali che hanno già compiuto almeno una migrazione raggiungono le aree di sosta più rapidamente e con minori deviazioni nella rotta rispetto ai giovani. I principali siti di sosta autunnali si trovano nella penisola iberica, ad esempio nelle foreste di querce vicino Lisbona, dove gli animali rimangono ad alimentarsi per diversi giorni mostrando territorialità. Al momento di ripartire essi hanno aumentato il loro peso in

media del 40% ed hanno costituito delle riserve di grasso che verranno utilizzate come energia per il volo attraverso il Mediterraneo e il Sahara. Questa traversata presenta molte difficoltà a cui si aggiunge un alto rischio di predazione dato che le isole e le coste atlantiche dell'Africa presentano colonie di Falchi della regina, che si cibano di piccoli uccelli. Alcuni animali si fermano in Marocco, mentre la maggior parte procede verso sud, migrando ancora per tutto il mese di ottobre e novembre. La velocità di migrazione stimata in autunno è compresa tra i 70 km/giorno (Drost & Schilling 1940) e 120-170 km/giorno (Hyytia & Vikberg 1973): questo permette agli individui di effettuare il viaggio dalla Svezia fino all'equatore, pari a circa 6500 km, in media in 45 giorni. Per quanto riguarda la migrazione primaverile, le rotte adottate sono più spostate verso est, seguendo una via più diretta forse a causa della forte motivazione riproduttiva. La migrazione prenuziale delle balie inizia all'incirca a metà marzo. I maschi adulti arrivano nei territori di nidificazione prima dei maschi al primo anno, anche se non è ancora chiaro se ciò dipenda da una partenza differenziata o da una velocità maggiore di volo negli adulti. Lo stesso pattern si ritrova nelle femmine, quelle adulte arrivano prima delle giovani. Tale fenomeno potrebbe anche essere influenzato da una maggiore esperienza degli adulti che li porta anche ad accumulare più facilmente riserve di grasso in siti di sosta già frequentati. Arrivare prima possibile nei quartieri riproduttivi è importante soprattutto per i maschi che in questo modo possono guadagnare i territori migliori; per le femmine invece potrebbe essere vantaggioso arrivare dopo che i maschi si sono già spartiti i siti di nidificazione così da poter scegliere direttamente il maschio con il territorio migliore.

2.3 Beccafico *Sylvia borin* (Boddaert) 1783

Il Beccafico appartiene all'ordine dei Passeriformi e alla famiglia Sylviidae. Si tratta di una specie politipica diffusa in Europa fino ad alte latitudini. Il Beccafico raggiunge una lunghezza corporea media 14 cm e pesa tra 16 e 20 g; l'apertura alare misura circa 21-24 cm. Il piumaggio presenta una colorazione opaca marrone

olivastra sul dorso e più chiara nella parte inferiore, l'occhio nero è enfatizzato da un corto sopracciglio marrone chiaro (Cramp 1988) (Fig. 2.4).



Fig. 2.4 Esemplare di Beccafico

Non presenta caratteristiche morfologiche rilevanti , non è possibile distinguere il maschio dalla femmina e il piumaggio presenta minime variazioni stagionali; anche il riconoscimento dei giovani dagli adulti non è immediato anche se i giovani possono essere più gialli o fulvi nel dorso mentre nella parte sottostante di un marrone più chiaro. L'alimentazione durante la stagione riproduttiva è costituita prevalentemente da insetti ed è simile a quella della Capinera (Cramp 1988), mentre negli altri periodi prevalgono alimenti vegetali soprattutto bacche. Come la Capinera si alimenta principalmente in arbusti al di sotto dei 6 m, ma in certe situazioni, come quando gli afidi o le larve di Lepidotteri sono abbondanti si spinge nella vegetazione fino a 20m di altezza. Pur essendo normalmente animali solitari al di fuori della stagione riproduttiva, talvolta possono radunarsi in piccoli gruppi per mangiare frutta sugli alberi (Thomas 1979b). Sono animali territoriali: i territori spaziano fuori dall'habitat preferito nelle zone contigue (Cramp 1988) e la loro grandezza sembra variare con la qualità dell'habitat come anche la densità di individui. Il maschio difende confini ben definiti con il canto eseguendo display di minaccia; la sua competizione spaziale con la Capinera è ben studiata (Cody 1978, Cramp 1988) e i territori delle due specie sono almeno in parte reciprocamente esclusivi (Cramp 1988). Generalmente i maschi arrivano nei territori riproduttivi qualche giorno prima

delle femmine (Cramp 1988), anche se questo pattern potrebbe dipendere in parte dal fatto che le femmine restando più nascoste sono più difficili da osservare. Solitamente i beccafichi sono monogami ma i maschi occasionalmente possono essere poligami; le coppie monogame in media restano insieme per due covate, ma si separano in caso di fallimento o abbandono (Cramp 1988). I siti scelti per nidificare sono di solito arbusti (soprattutto rovi di Rubus) o bassi alberi oppure zone di erba alta (per esempio ortica Urtica o erbe del genere Epilobium); i nidi sono a forma di coppa e costituiti prevalentemente da fili d'erba e foglie, ma anche da ramoscelli e radici nascosti perlopiù nel sottobosco fitto a poca altezza da terra. Entrambi i sessi sono impegnati nella costruzione del nido, con il maschio che costruisce diversi nidi rudimentali e la femmina che di solito ne sceglie uno completandolo in circa tre giorni, con un periodo complessivo di costruzione del nido che va da 6 a 11 giorni (Cramp 1988). Le uova sono quasi ellittiche, lisce e lucide e presentano una colorazione molto variabile che va dal bianco al marroncino, con sfumature rosa o verde, con macchie e chiazze molto diffuse o scarse di colore marroncino, marrone scuro, grigio e porpora. In media in una covata vengono prodotte 4-5 uova e normalmente viene effettuata una singola covata, in alcune popolazioni due (Cramp 1988, Cramp 1988). La cova dura 11-12 giorni ed è a carico di entrambi i sessi, ma il maschio vi impiega meno tempo rispetto alla femmina e soltanto durante le ore di luce; la cova inizia dopo la deposizione dell'ultimo uovo (Cramp 1988). I pulcini mettono le penne in circa 10 giorni (Mason 1976; Cramp 1988); diventano indipendenti dopo circa 10-14 giorni dall'involto (Cramp 1988). Il Beccafico è un migratore notturno al lungo raggio: gli spostamenti che compie sono estesi in entrambe le stagioni e lo portano da quartieri riproduttivi nell'Europa centrale e settentrionale a quartieri di svernamento nell'Africa subsahariana. I quartieri riproduttivi si trovano a latitudini medie e superiori del Paleartico occidentale che presentano in un clima che varia da continentale, in certe zone oceanico, a temperato tra 12°C e 18°C, così che questi animali tollerano condizioni più rigide rispetto alle altre Sylvia nella regione. In queste zone i beccafichi si ritrovano principalmente ai limiti di aree boschive o in radure o nella macchia di colline. In Gran Bretagna i movimenti iniziano a metà luglio, un gran numero parte a metà agosto con un picco ai primi di settembre e in alcune zone anche a metà mese. Le direzioni autunnali

sono principalmente dirette verso sud-ovest (invertite in primavera): dall'Europa centrale e occidentale (compresa Gran Bretagna e Scandinavia occidentale) verso la Spagna, dalla Finlandia e dall'Europa nord orientale verso l'Italia (Cramp 1988). Tutte le popolazioni migrano in Africa a sud del 10°N nella parte occidentale e del 3°N in quella orientale, fino anche in Sudafrica; la concentrazione maggiore si ritrova nello Zaire occidentale, in Uganda e nel Kenia centrale ed è la Sylvia più comune in Costa d'avorio. La distinzione delle popolazioni non è sempre facile in quanto nei quartieri postnuziali si rileva una notevole sovrapposizione. Frequentemente si distribuisce in foreste periferiche e in cespugli di frutta nella savana e anche in alberi isolati di fattorie in zone disboscate nella foresta. (Cramp 1988). Nei siti di sosta autunnali nel Sahara gli uccelli più grassi durante il giorno restano all'ombra e continuano a migrano la notte successiva, mentre gli animali più magri di giorno si nutrono attivamente e restano per il periodo necessario ad accumulare abbastanza riserve per riprendere il viaggio (Bairlein 1987). I quartieri di svernamento sono abbandonati a partire da febbraio: un passaggio notevole viene registrato a febbraio nel sud del Malawi, e tra febbraio e marzo in Zimbabwe, Rwanda e nell'Uganda occidentale; nord est dello Zaire, nell'Uganda centrale e meridionale e in Kenia invece le partenze maggiori sono concentrate tra marzo e aprile.

3. Esperimenti di orientamento sulla Rondine durante la migrazione post-nuziale

A causa del loro elevato grado di filopatria gli irundinidi sono stati utilizzati in passato in diversi esperimenti di homing (Matthews 1968; Emlen 1975; Baldaccini et al. 1999; Giunchi et al. 1999), che però non hanno permesso di chiarire i meccanismi di orientamento alla base degli spostamenti osservati. La maggior parte degli esperimenti volti ad indagare questi aspetti sono stati condotti su migratori notturni (Wiltschko & Wiltschko 1996) mentre i dati relativi ai diurni, quali ad esempio la rondine, sono piuttosto esigui (Berthold 1978; Glück 1978; Munro & Munro 1998; Giunchi & Baldaccini 2004). Questo probabilmente dipende da due fattori: da un lato la difficoltà di isolare l'attività orientata espressa dall'inquietudine migratoria (Zugunruhe), che nei migratori diurni va a sovrapporsi alla normale attività quotidiana; dall'altro l'idea che il Sole costituisse il riferimento principale per l'orientamento dei migratori diurni (Emlen 1975; Matthews 1968, 1984; Schmidt-Koenig et al 1991; Munro & Wiltschko R 1993, 1995) ha probabilmente diminuito l'interesse nella ricerca su altri possibili meccanismi orientanti. Recentemente, grazie a studi che hanno dimostrato le capacità di orientamento di migratori diurni privati dei riferimenti visivi (Glück 1982; Helbig et al. 1987; Munro & Wiltschko W 1993) e a esperimenti di conflitto che hanno dimostrato l'utilizzo di una bussola magnetica anche per specie migratrici diurne (Wiltschko & Wiltschko 1995; Bäckman et al. 1997; Muheim et al. 1999), i meccanismi orientanti coinvolti nella migrazione diurna hanno cominciato a suscitare l'interesse degli studiosi di orientamento animale.

La Rondine è un modello sperimentale adatto per lo studio dei meccanismi di orientamento poiché oltre ad essere una specie molto diffusa a livello globale e caratterizzata da un forte gregarismo che, soprattutto durante il periodo migratorio, permette di disporre di un numero elevato di individui in tempi relativamente brevi, dà buoni risultati in esperimenti all'interno di gabbie di orientamento durante la migrazione autunnale. A questo proposito, esperimenti recenti hanno mostrato che la Rondine è capace di usare la bussola magnetica nell'orientamento in assenza di riferimenti visivi (Giunchi & Baldaccini 2004, 2006).

3.1 Esperimenti di orientamento su rondini dislocate durante la prima migrazione

3.1.1. Introduzione

Nell'intento di studiare i meccanismi coinvolti nell'orientamento della rondine durante la prima migrazione autunnale, giovani di rondine sono stati saggiati in imbuto di Emlen sia in condizioni di cielo coperto che in condizioni di Sole visibile (Giunchi & Baldaccini 2004, 2006). I soggetti saggiati senza copertura artificiale del cielo all'alba, si orientavano verso ovest. Gli autori hanno interpretato questo comportamento come una fototassia positiva: infatti a quell'ora del giorno la porzione ovest dell'imbuto risultava illuminata. I soggetti saggiati in condizioni di cielo coperto e campo magnetico locale si orientavano sorprendentemente verso nord, mentre i soggetti esposti a campo magnetico modificato, in modo da far coincidere il nord magnetico con la direzione ovest, mostravano una di 90° in senso antiorario rispetto ai controlli. Per spiegare questi risultati gli autori hanno formulato tre diverse ipotesi (Giunchi & Baldaccini 2004). Una prima ipotesi considerata è stata quella della migrazione inversa, cioè la tendenza degli animali con ridotte riserve energetiche a invertire la rotta di migrazione in caso si trovino di fronte ad

un'importante barriera ecologica (Alerstam 1990; Åkesson et al. 1996; Sandberg & Moore 1996; Åkesson 1999). Un'altra ipotesi considerata è stata quella di un orientamento "nonsense", ovvero il manifestarsi di preferenze direzionali fisse, senza alcuna relazione con la direzione di migrazione, probabilmente interpretabili come una reazione di stress degli animali sottoposti a manipolazione sperimentale (Matthews 1961; Muheim et al. 1999; Giunchi et al. 2003). Infine, un'altra possibilità considerata era che gli animali attuassero una compensazione del dislocamento mettendo in atto un comportamento di homing verso il sito di roost. Successivi studi (Giunchi & Baldaccini 2006) non si sono rivelati conclusivi nel discriminare tra queste tre differenti ipotesi, sebbene suggeriscano che rondini potrebbero essere in grado di orientarsi per compensare dislocamenti dal sito di roost.

Scopo degli esperimenti

Negli esperimenti di seguito riportati si è cercato di verificare la validità di queste ipotesi sottoponendo giovani di Rondine dislocati da diversi siti di cattura a test di orientamento sotto due condizioni sperimentali: (1) cielo coperto in campo geomagnetico naturale; (2) cielo visibile ma con il disco solare non visibile direttamente; l'illuminazione nella gabbia di orientamento era omogenea grazie ad un particolare apparato sperimentale (vedi dopo). Questa condizione di illuminazione consentiva di verificare un'eventuale influenza del sito di cattura sulle direzioni scelte escludendo reazioni fototattiche verso la zona più illuminata della gabbia.

3.1.2 Materiali e metodi

Protocollo e apparato sperimentale

Gli esperimenti sono stati condotti nel 2006 durante la migrazione autunnale, tra l'ultima settimana di agosto e la prima metà di settembre. Le rondini saggiate sono state catturate mediante reti mist-nets e con l'aiuto di un richiamo, presso due siti di roost, uno localizzato presso l'oasi WWF di Orti Bottagone (LI, 42°58'N, 10°35'E) e l'altro presso il Lago di Porta (MS, 43°60'N 10°10'E) (Fig. 3.1). Di seguito gli animali provenienti dai due siti verranno rispettivamente indicati con i termini *Orti* e *Porta*. Gli individui giovani, nati cioè nella primavera 2006, dopo essere stati sottoposti alle procedure di inanellamento, sono stati trasportati presso il laboratorio di Arnino (PI, 43°39'N, 10°18'E), dove all'alba del giorno seguente sono stati saggiati.



Fig. 3.1 Localizzazione geografica dei due siti di cattura (Lago di Porta e Orti Bottagone) rispetto al sito sperimentale (Arnino).

I test di orientamento sono stati effettuati utilizzando imbuto di Emlen modificati (Emlen & Emlen 1966; Rabøl 1978) del diametro di 30 cm, fissati su pali di circa 90

cm di altezza e dotati di coperchi in rete (Fig. 3.2). Ogni imbuto è stato rivestito internamente con carta termica per fax in grado di registrare i graffi lasciati dall'animale durante la prova. I test, ciascuno della durata di 40 minuti, sono stati condotti in un periodo compreso tra l'alba e le due ore successive, periodo in cui l'attività migratoria di questa specie dovrebbe risultare maggiore (Gatter & Behrndt 1985; Cramp 1988).

Gli animali di ciascun sito sono stati assegnati casualmente a due differenti trattamenti sperimentali:

1. trattamento *ombra*: rondini saggiati in condizioni di cielo visibile cioè in imbuto dotati soltanto dei coperchi in rete, posizionati in un'area (6×6×4m) circonscritta da teli di rete ombreggiante. Questa recinzione aveva la funzione di schermare il Sole per rendere uniforme l'illuminazione all'interno dell'imbuto (vedi Fig. 3.3) ed evitare eventuali reazioni fototattiche (vedi Introduzione).
2. trattamento *coperto*: animali saggiati in condizioni di copertura artificiale del cielo realizzata con pannelli in plexiglas opaco bianco latte (spessore 3 mm) applicati sopra i coperchi in rete. Tali coperture erano in grado di lasciar filtrare luce diffusa all'interno dell'imbuto senza permettere l'accesso a riferimenti visivi (Sandberg et al. 1988); per evitare la penetrazione di luce nella zona di confine tra imbuto e coperchio ai bordi dei pannelli è stata applicata una fascia di circa 10 cm di stoffa nera (Fig. 3.4). Durante il test gli animali saggiati con questo apparato potevano sfruttare come riferimento per orientarsi soltanto il campo magnetico locale.



Fig. 3.2 Imbuto di Emlen utilizzati durante i test

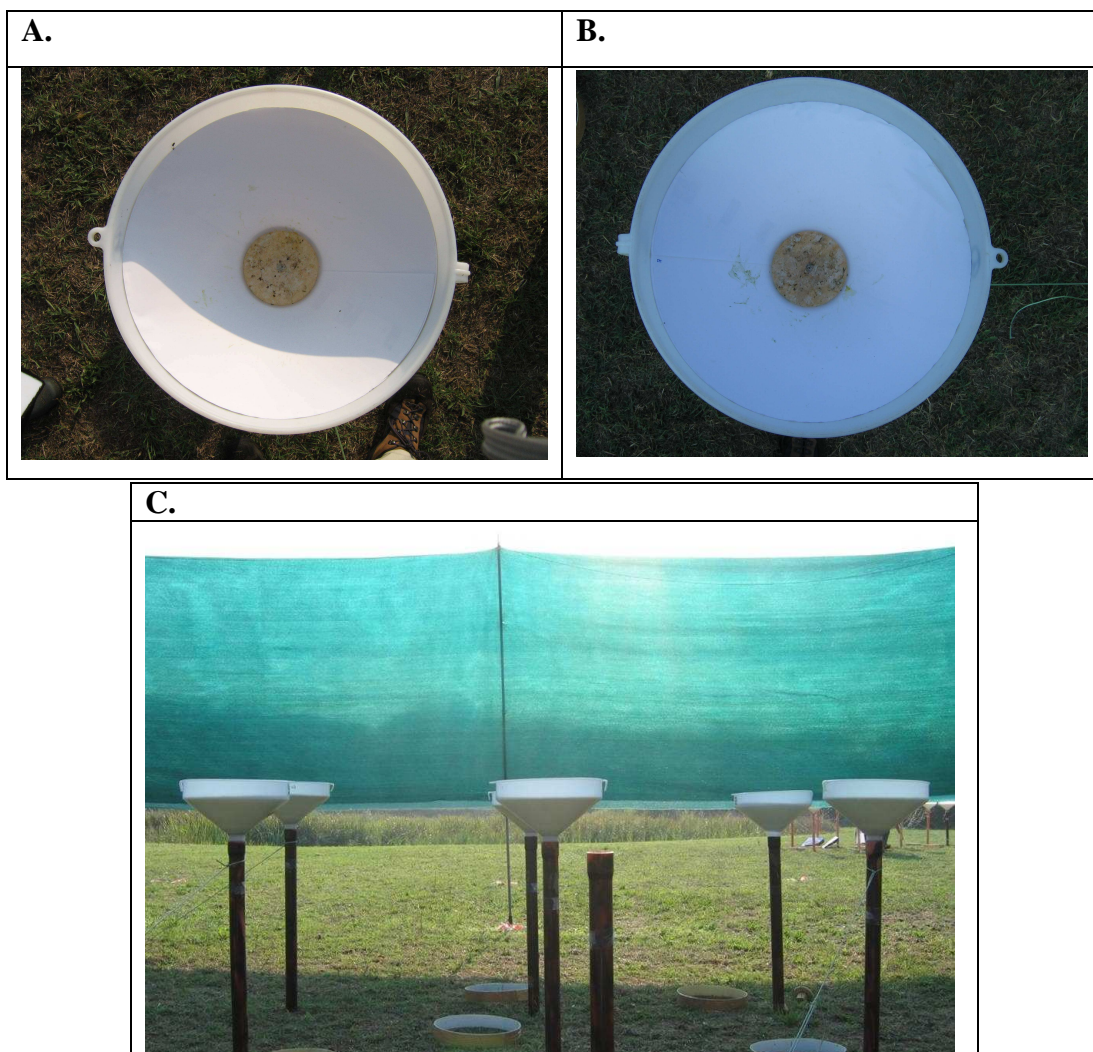


Fig. 3.3 Imbuto di Emlen visto dall'alto **A.** cono di luce che crea disomogeneità all'interno di un imbuto non circondato da ombreggiante; **B.** effetto uniformante dato dai teli di ombreggiante; **C.** teli di ombreggiante che circondano gli imbuto.



Fig. 3.4 Imbuto di Emlen utilizzato per simulare la situazione di cielo coperto.

Analisi dei dati

I dati raccolti sono stati inizialmente analizzati per determinare il grado di attività e l'orientamento mostrato da ogni individuo nella prova sperimentale. L'attività è stata valutata in base al numero di graffi lasciati sul cono di carta facendo riferimento alla seguente scala a quattro livelli: "0" se sono rilevabili complessivamente meno di 30 graffi, "1" se il valore è compreso tra 30 e 100, "2" tra 100 e 500, "3" tra 500 e 2000 e "4" oltre 2000. Gli individui inattivi (attività=0) sono stati esclusi dalle analisi successive. Per determinare l'orientamento degli individui attivi tre rilevatori indipendenti hanno individuato la zona del cono che presentava una maggior concentrazione di graffi scegliendo tra 12 settori di 30° l'uno con una precisione di 5°; quindi è stata ricavata la direzione modale corrispondente e sono stati considerati nelle analisi successive solo quegli individui (*orientati*) per cui le tre letture non differivano più di 60° scegliendo come valore rappresentativo la mediana delle tre letture. Gli orientamenti individuali sono stati poi utilizzati per determinare l'orientamento medio di ogni gruppo sperimentale definito da sito di cattura (*Orti e Porta*) e trattamento sperimentale (*ombra e coperto*). Per ogni gruppo è stato quindi calcolato il vettore medio, il quale fornisce indicazioni sia sulla direzione media che

sul livello di concentrazione delle direzioni individuali (Batschelet 1981). Per verificare la significatività dell'orientamento medio ottenuto è stato utilizzato il test di Rayleigh, che permette di valutare se una particolare distribuzione circolare si discosta da una distribuzione circolare uniforme (Batschelet 1981); i confronti tra le distribuzioni circolari sono stati invece effettuati con il test di Mardia-Watson-Wheeler (Batschelet 1981). Per confrontare le condizioni fisiche degli animali provenienti dai due siti di cattura è stato utilizzato il test del chi-quadro (χ^2); la stessa procedura è stata seguita per confrontare il grado di attività mostrato da animali provenienti da siti diversi e sottoposti allo stesso trattamento, ma anche da animali dello stesso sito sottoposti ai due diversi trattamenti, per evidenziare un effetto del protocollo sulla motivazione. Per evidenziare un eventuale effetto delle condizioni fisiche sulle prestazioni di orientamento gli animali sono stati suddivisi in *magri* (classe di grasso < 4) e *grassi* (classe di grasso ≥ 4) in base ai rilievi effettuati alla cattura con un metodo visivo basato su una scala di riferimento a 9 livelli (0=assenza di grasso; 8=il corpo è ricoperto da uno spesso strato di grasso; Kaiser 1993; Fig. 3.5).

Tutte le analisi statistiche sono state condotte con l'ausilio del software R (R Development Core Team 2006).



Fig. 3.5 Accumuli di grasso sottocutaneo in un passeriforme

3.1.3 Risultati

La Tabella 3.1 riporta il numero complessivo di animali saggiati, suddiviso per sito sperimentale e per trattamento.

Tabella 3.1 Numero di animali saggiati, attivi e orientati in relazione al sito sperimentale ed al trattamento. Per la definizione delle varie categorie si vedano i Materiali e metodi.

	Totali	Attivi	Orientati
<i>Orti</i>	99	79	78
<i>Coperto</i>	55	39	38
<i>Ombra</i>	44	40	40
<i>Porta</i>	162	142	142
<i>Coperto</i>	112	94	94
<i>Ombra</i>	50	48	48

L'analisi delle condizioni fisiche degli animali provenienti dai due siti di cattura ha evidenziato differenze tra le due popolazioni: il campione catturato presso il Lago di Porta era costituito tendenzialmente da individui appartenenti alle classi di grasso superiori, come emerge dall'analisi delle distribuzioni di frequenza delle classi di grasso per i due siti di cattura ($\chi^2_6=30.13$, $p<0.001$; Fig 3.6).

L'analisi condotta confrontando l'attività mostrata da individui provenienti da siti diversi sottoposti allo stesso trattamento, ma anche da soggetti catturati nel medesimo sito e saggiati con trattamento differente (Fig. 3.7) ha evidenziato differenze significative dovute alla provenienza degli animali solo per gli animali saggiati con trattamento *ombra* (*Orti coperto* vs *Porta coperto*: $\chi^2_4=8.068$, $p>0.05$; *Orti ombra* vs *Porta ombra*: $\chi^2_4=11.757$, $0.01<p<0.05$), mentre ha rilevato un effetto marcato del trattamento sull'attività degli animali appartenenti allo stesso sito (*Orti coperto* vs *Orti ombra*: $\chi^2_4=18.771$, $p<0.001$; *Porta coperto* vs *Porta ombra*: $\chi^2_4=36.921$, $p<0.001$).

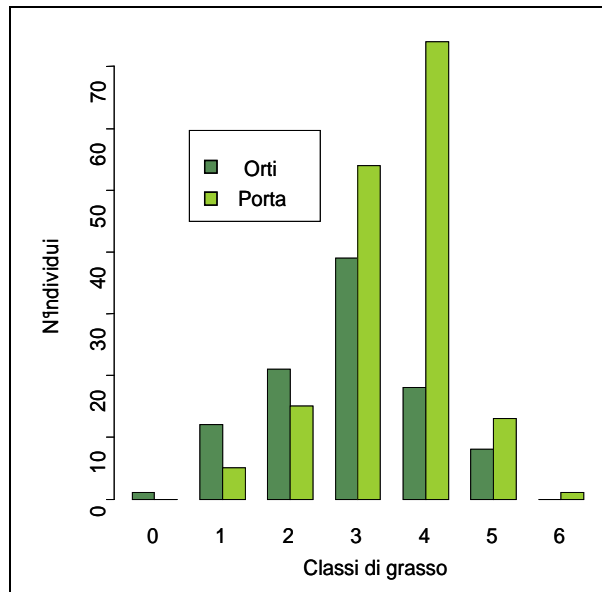


Fig. 3.6 Distribuzione delle rondini catturate a Orti Bottagone (*Orti*) e al Lago di Porta (*Porta*) nelle diverse classi di grasso.

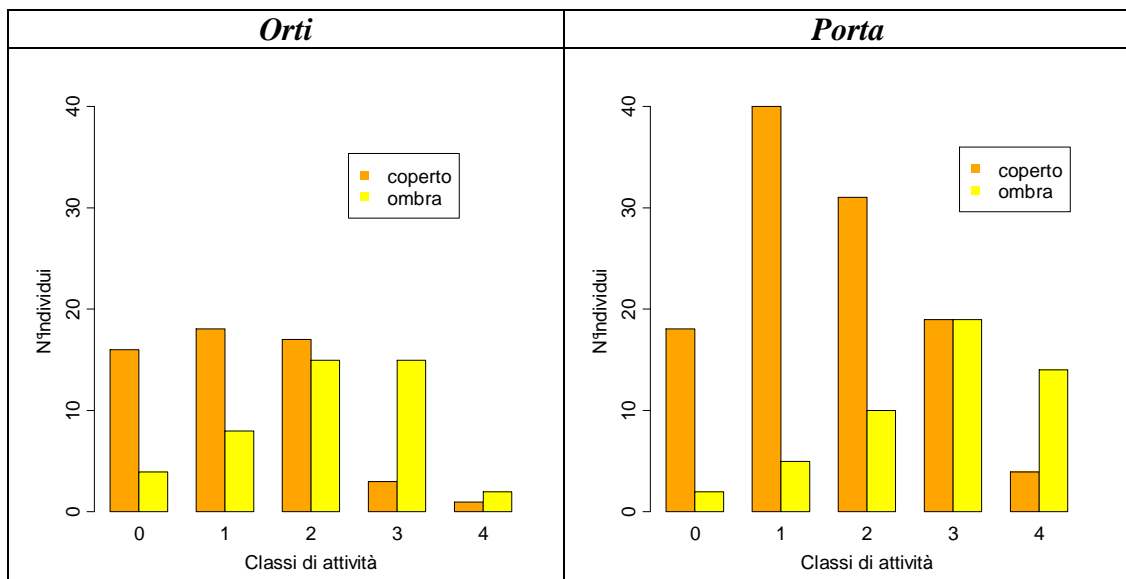


Fig. 3.7 Confronto tra le distribuzioni di frequenza delle classi di attività di rondini provenienti dallo stesso sito di cattura e saggiate con trattamenti differenti.

I risultati ottenuti dall'analisi dell'orientamento (Fig. 3.8 e Tabella 3.2) mostrano un orientamento statisticamente significativo per il gruppo *Orti ombra* verso E-SE, mentre per i due gruppi provenienti da Porta si osservano preferenze di tipo bimodale lungo l'asse N-S. Il test condotto sul gruppo *Orti coperto* non ha evidenziato un orientamento significativo.

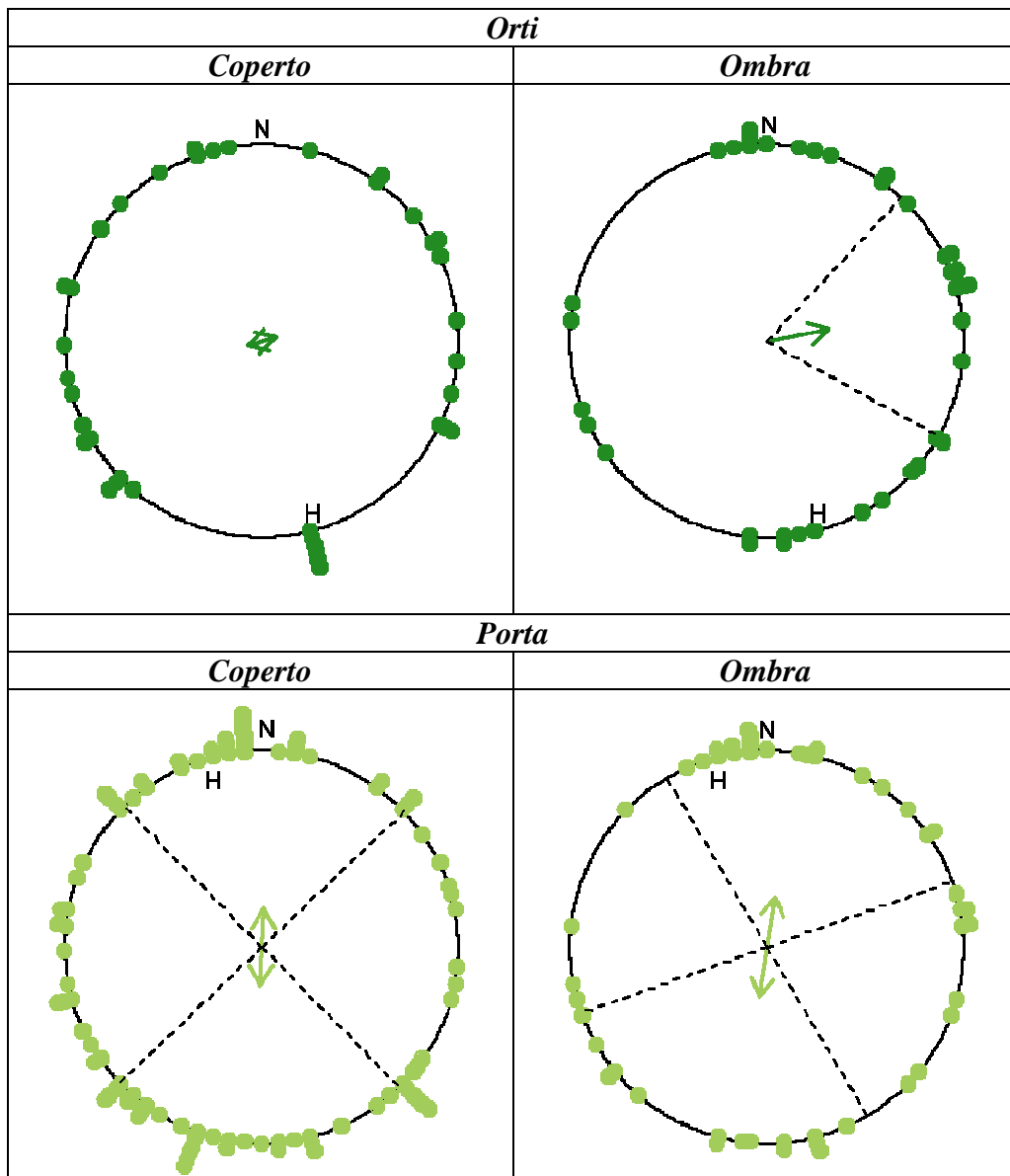


Fig. 3.8 Diagrammi di orientamento relativi ai 4 gruppi sperimentali definiti da sito di cattura (Orti e Porta) e dal trattamento sperimentale (coperto e ombra);. La direzione media del campione (α) è rappresentata dal vettore medio la cui lunghezza (r) è rapportata al raggio del cerchio che è unitario ed è proporzionale alla concentrazione di animali. Le linee tratteggiate nei diagrammi con orientamento significativo (test di Rayleigh) indicano gli intervalli di confidenza al 95%. H indica la direzione del sito di cattura.

Tabella 3.2 Dati relativi all'orientamento dei 4 gruppi sperimentali: n =numero di animali orientati; α =direzione media; r =lunghezza del vettore medio; *magri*:grasso<4, *grassi*: grasso \geq 4; significatività secondo il Rayleigh test: *= $p\leq 0.05$, **= $p\leq 0.01$, ***= $p\leq 0.001$.

	<i>n</i>	<i>α</i>	<i>r</i>
<i>Orti coperto</i>	38	74°/254°	0.073
<i>magri</i>	26	45°	0.204
<i>grassi</i>	12	228°	0.578*
<i>Orti ombra</i>	40	79°	0.320*
<i>magri</i>	34	80°	0.344*
<i>grassi</i>	6	172°/352°	0.739*
<i>Porta coperto</i>	94	2°/182°	0.196*
<i>magri</i>	43	170°/350°	0.297*
<i>grassi</i>	51	226°	0.178
<i>Porta ombra</i>	48	9°/189°	0.260*
<i>magri</i>	23	33°	0.282
<i>grassi</i>	25	14°/194°	0.424**

Il confronto tra l'orientamento mostrato da animali provenienti dallo stesso sito, ma sottoposti ad un diverso trattamento, non ha rivelato differenze significative tra le distribuzioni (*Orti coperto* vs *Orti ombra*: $W=4.356$, $p>0.05$; *Porta coperto* vs *Porta ombra*: $W=4.389$, $p>0.05$; test di Mardia-Watson-Wheeler); lo stesso risultato si è ottenuto confrontando individui provenienti da siti diversi saggiati con lo stesso trattamento (*Orti coperto* vs *Porta coperto*: $W=0.355$, $p>0.05$; *Orti ombra* vs *Porta ombra*: $W=3.871$, $p>0.05$; test di Mardia-Watson-Wheeler).

L'analisi dell'orientamento è stata condotta suddividendo ogni gruppo sperimentale nelle categorie *magri* e *grassi* (rispettivamente grasso < e ≥ 4) per evidenziare un'influenza delle condizioni fisiche sulle prestazioni di orientamento (Tabella 3.2): tra gli animali provenienti da Orti, soltanto il sottogruppo *coperto magri* non si è orientato in modo significativo; anche per gli animali *Porta* solo un sottogruppo, in questo caso *coperto grassi*, non si è orientato in modo significativo.

Soltanto il confronto tra l'orientamento di animali *magri* e *grassi* provenienti da *Orti* e sottoposti a trattamento *coperto* è risultato significativo (*Orti coperto magri* vs *Orti coperto grassi*: $W=9.320$, $0.001<p<0.01$; *Orti ombra magri* vs *Orti ombra grassi*: $W=1.858$, $p>0.05$; test di Mardia-Watson-Wheeler); i confronti dell'orientamento di animali *magri* e *grassi* provenienti da *Porta* non risultano significativi indipendentemente dal trattamento (*Porta coperto magri* vs *Porta coperto grassi*: $W=0.962$, $p>0.05$; *Porta ombra magri* vs *Porta ombra grassi* $W=0.926$, $p>0.05$; test di Mardia-Watson-Wheeler).

3.1.4 Discussione

I risultati ottenuti, in particolare il buon grado di attività e la coerenza nelle scelte direzionali di individui appartenenti allo stesso gruppo sperimentale, confermano la Rondine come modello sperimentale idoneo per lo studio dell'orientamento migratorio. Per quanto riguarda il trattamento ombra i risultati ottenuti dimostrano che la schermatura attuata con l'ombreggiante è riuscita a eliminare reazioni fototattiche rilevate in precedenti esperimenti (Giunchi & Baldaccini 2004). Questo risultato avvalora l'ipotesi formulata in tale studio che interpretava la risposta delle rondini saggiate in condizione di cielo visibile come reazione fototattica (Muheim et al. 1999) in risposta ad una distribuzione della luce non omogenea all'interno della gabbia di orientamento (vedi Fig. 3.3). La soluzione del recinto di teli ombreggianti, oltre ad aver risolto tale problema non ha influenzato l'attività degli animali, in quanto gli individui saggiati con il trattamento ombra sono risultati più attivi rispetto a quelli del gruppo coperto (vedi Fig. 3.6). Questi dati sono coerenti con quanto osservato in un altro esperimento in cui l'attività degli uccelli saggiati in cielo coperto era risultata minore di quella registrata senza copertura artificiale (Giunchi e Baldaccini 2004). Il trattamento *ombra* sembra quindi capace di eliminare un artefatto sperimentale (la fototassia), senza però ridurre il grado di attività locomotoria espressa dagli animali all'interno della gabbia sperimentale.

Per quanto riguarda l'orientamento espresso degli animali dei quattro gruppi sperimentali, i risultati ottenuti sono caratterizzati da un'elevata variabilità nella risposta e quindi non consentono di tracciare un quadro in linea con nessuna delle tre ipotesi esposte nell'Introduzione. Gli animali non hanno mostrato in nessun caso motivazione a migrare nella direzione attesa per la stagione, indipendentemente dalle loro condizioni fisiche. Infatti per quanto riguarda gli animali *Orti*, indipendentemente dal trattamento cui sono stati sottoposti, non si è osservata alcuna componente di sud, mentre gli animali *Porta* hanno mostrato un orientamento bimodale lungo l'asse nord-sud, mai osservato nelle risposte delle rondini dislocate (Giunchi & Baldaccini 2004, 2006). Il comportamento di questi ultimi non è facilmente interpretabile, in quanto è difficile stabilire se la parte degli animali che si

è diretta verso settentrione abbia attuato un comportamento di migrazione inversa o di homing verso il sito di roost (vedi 3.1.1 Introduzione). Quest'ultima ipotesi pare poco probabile anche perché non si è osservata per gli animali *Orti* alcuna tendenza a compensare il dislocamento subito. In questo caso distanza di dislocamento (circa 80 km), che è doppia rispetto a quella a cui sono stati trasportate le rondini del gruppo *Porta* e superiore alle distanze riportate in letteratura (Giunchi & Baldaccini 2004, 2006), potrebbe aver avuto una qualche influenza sulla risposta degli animali anche se al momento attuale i dati disponibili non consentono di ipotizzare alcun meccanismo. Infine l'orientamento degli animali *Orti* potrebbe forse essere spiegato in termini di orientamento "nonsense" anche se servirebbero ulteriori indagini saggiando gli individui in siti di test collocati in direzioni diverse rispetto al sito di cattura.

Nel complesso quindi i risultati ottenuti non permettono di spiegare in modo univoco i comportamenti osservati e si rendono necessarie ulteriori indagini. Tuttavia gli esperimenti hanno portato ad ottenere un risultato metodologico in quanto i teli ombreggianti utilizzati hanno risolto i problemi di fototassia evidenziati in esperimenti precedenti in condizioni di cielo visibile (Giunchi & Baldaccini 2004). Un risultato negativo è stato invece ottenuto dalla sperimentazione della carta termica per fax come mezzo di registrazione, in quanto i graffi lasciati dagli animali sono risultati difficilmente leggibili, questo esito evidenzia la necessità di cercare metodi alternativi per registrare in modo più chiaro l'orientamento delle rondini.

3.2 Manipolazione del campo magnetico in test di orientamento condotti su rondini in migrazione postnuziale

3.2.1 Introduzione

Un recente studio condotto sulla Rondine (Giunchi & Baldaccini 2004) ha dimostrato che, in condizioni di cielo coperto, animali sottoposti a manipolazione del campo magnetico mostrano una rotazione nell'orientamento rispetto ai controlli non manipolati congrua con quella imposta al campo magnetico. Ad oggi però le conoscenze dei meccanismi di funzionamento della bussola magnetica nei migratori diurni sono limitate e non è certo se si tratti di una bussola ad inclinazione, meccanismo proposto per molte specie di notturni (Wiltschko & Wiltschko 1996) (Fig. 3.9). Tuttavia il meccanismo ad inclinazione non è da tutti accettato neppure per i passeriformi migratori notturni. Infatti Rabøl (2002) in esperimenti di orientamento in imbuto di Emlen nei quali ha saggiato migratori notturni in campo magnetico invertito, non ha evidenziato differenze nell'orientamento di questi rispetto ai controlli, saggiati in campo magnetico locale. Quindi un meccanismo di bussola a inclinazione potrebbe non essere l'unico possibile e potrebbe coesistere per esempio con un meccanismo che sfrutti l'intensità del campo e le sue variazioni spaziali e temporali (Sandberg & Pettersson 1996).

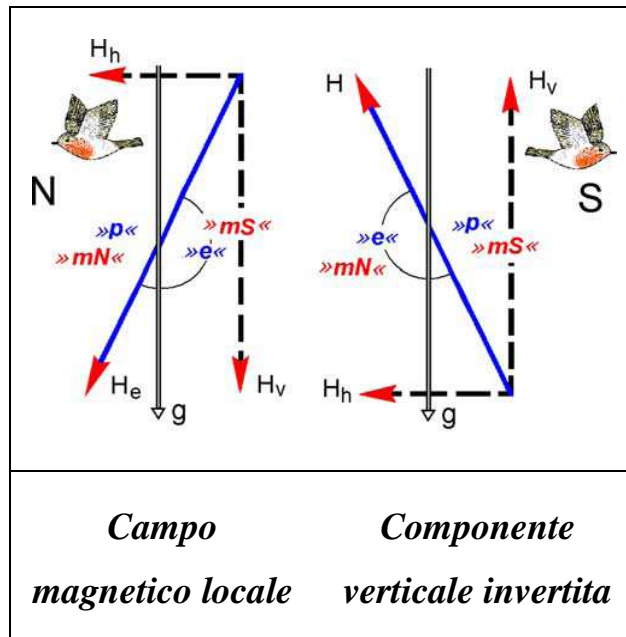


Fig. 3.9 Schema che mostra le componenti del vettore campo magnetico illustrando il funzionamento della "bussola ad inclinazione". N, S: rispettivamente nord e sud magnetico; H_e : vettore del campo geomagnetico; H : vettore magnetico; H_h , H_v , rispettivamente; componente orizzontale e verticale; g : vettore gravità; $\gg p \ll$ direzione "verso il polo"; $\gg e \ll$ direzione "verso l'equatore" (Wiltschko & Wiltschko 1996).

Scopo degli esperimenti

Gli esperimenti presentati di seguito sono stati condotti allo scopo di indagare il meccanismo di funzionamento della bussola magnetica in rondini in migrazione postnuziale. Questo è stato realizzato mediante test di orientamento in imbuto di Emlen in condizioni di cielo coperto, esponendo una parte dei soggetti sperimentali a condizioni di campo magnetico naturale e il resto del campione a un campo magnetico alterato invertendo la componente verticale del campo mediante bobine di Helmholtz.

3.2.2 Materiali e metodi

Protocollo sperimentale

Le rondini costituenti il campione sperimentale sono state catturate presso due diversi siti di roost, localizzati rispettivamente presso il lago di Massaciuccoli (PI, 43°49'N, 10°19' E) e presso il lago di Porta (MS, 43°60'N 10°10'E) (Fig. 3.10).



Fig. 3.10 Cartina con indicati i due siti di cattura (Lago di Porta e Lago di Massaciuccoli) e il sito di test (Laboratorio di Arnino)

Gli esperimenti sono stati condotti durante la migrazione autunnale, in un periodo compreso tra l'ultima settimana di agosto e la fine di settembre 2007. Le catture sono state effettuate al tramonto presso i dormitori del lago di Massaciuccoli e del lago di Porta con mist-nets e con l'ausilio di un richiamo. Le rondini dopo essere state sottoposte alle procedure di inanellamento e al rilievo di misure biometriche sono state trasportate presso il laboratorio di Arnino (PI, 43°39'N, 10°18'E) dove la mattina seguente sono state saggiate in test di orientamento in un periodo di tempo compreso tra l'alba e le due ore successive.

Gli animali provenienti dai due siti, indicati in seguito come “Porta” e “Massaciuccoli”, sono stati saggiati in condizioni di copertura artificiale del cielo,

una parte (gruppo *magnetici*) in condizioni di campo magnetico artificialmente modificato (vedi dopo), mentre i restanti individui (gruppo *controlli*) in campo magnetico locale.

L'apparato sperimentale utilizzato era costituito da imbuto di Emlen modificati già descritti negli esperimenti precedentemente esposti (vedi 3.1.2 Materiali e metodi) rivestiti internamente con una carta di registrazione mai utilizzata in esperimenti con le rondini (130 g/m², Barbè S.p.A., Fig. 3.11); infatti la carta termica per fax utilizzata negli esperimenti descritti nel paragrafo precedente (paragrafo 3.1) non ha consentito un agevole rilievo dei graffi lasciati dagli animali, anche a causa delle ridotte dimensioni dei tarsi di questa specie. La carta termica da fax non ha sostituito in modo efficiente Tipp-Ex®, carta di correzione per macchine da scrivere solitamente utilizzata in questa tipologia di esperimenti, la cui produzione è cessata in seguito alla diffusione di macchinari elettrici. Questa carta per le sue caratteristiche consentiva una chiara registrazione dell'attività degli animali e la sua irreperibilità ha reso necessaria la sperimentazione di nuovi tipi di materiale. La carta pressosensibile utilizzata è stata tagliata in modo da formare un cono che rivestisse internamente l'imbuto di Emlen; la sovrapposizione dei due lembi del cono tuttavia creava una disomogeneità all'interno dell'imbuto che poteva in qualche modo influenzare l'orientamento degli animali.

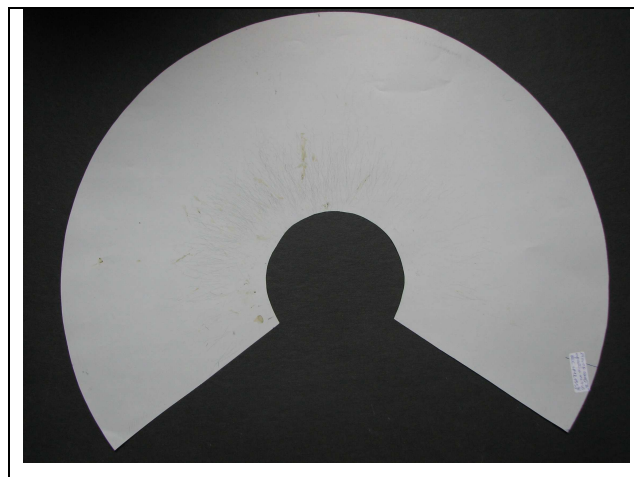


Fig. 3. 11 Cono di carta pressosensibile graffiato

Per questo motivo questa “giuntura” della carta è stata collocata in posizioni note (E-W) e per ogni cono è stata tracciata una linea a matita opposta alla giuntura in modo da rendere simmetrica la superficie interna (vedi Fig. 3.12).

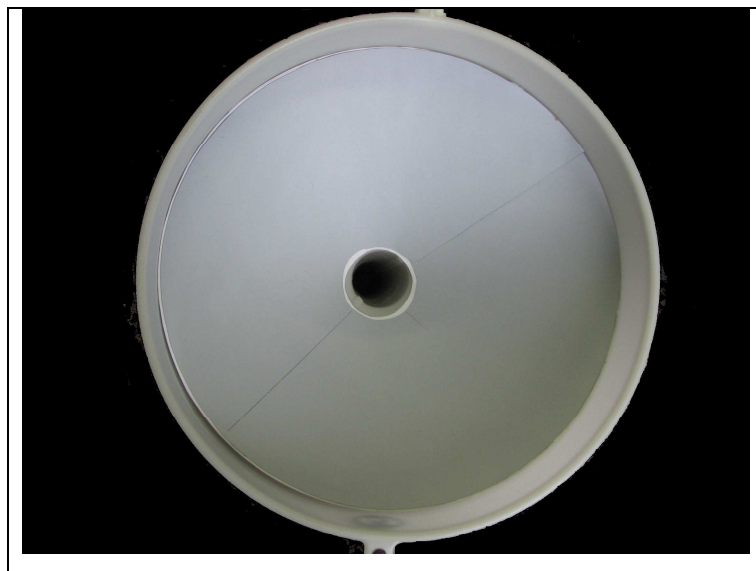


Fig. 3.12 Imbuto di Emlen rivestito con la carta pressosensibile.

Gli imbusti utilizzati per saggiare gli individui del gruppo *magnetici* (vedi sopra) erano circondati da una coppia di bobine di Helmholtz (Fig 3.13) in grado di alterare il campo magnetico locale (inclinazione= 60° ; intensità= $0.046 \mu\text{T}$) invertendo il nord magnetico e il sud magnetico.



Fig 3.13 Apparato sperimentale costituito da imbusti di Emlen e bobine di Helmholtz

Le bobine di ogni coppia, ognuna costituita da materiale non magnetico (diametro=63 cm) racchiudente un cavo metallico di rame isolato avvolto in 100 spire, sono state poste in senso orizzontale parallelamente al suolo, ad una distanza l'una dall'altra di 31.5 cm, distanza corrispondente al raggio della singola bobina. Tale geometria garantiva che il campo prodotto dalle bobine fosse omogeneo all'incirca al centro dell'imbuto, in corrispondenza della posizione occupata dal soggetto sperimentale. Le bobine collegate ad un generatore di corrente sono state alimentate con una corrente sufficiente a generare un campo magnetico di un'intensità e direzione tali che la somma vettoriale del campo generato dalle bobine e della componente verticale del campo magnetico locale portasse ad una inversione del nord e del sud magnetico (Fig. 3.14).

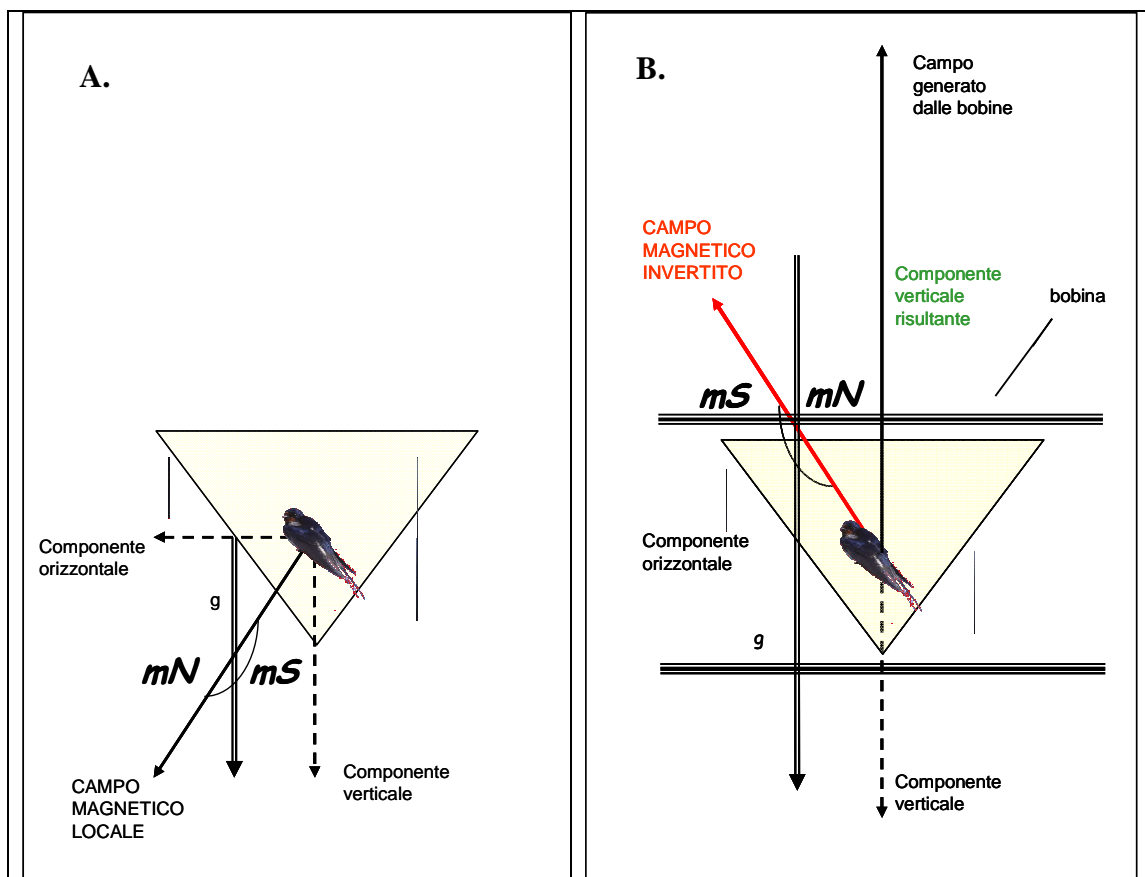


Fig 3.14 Campo magnetico percepito all'interno dell'imbuto di Emlen (A.) dal gruppo *controlli* (campo magnetico locale) e (B.) dal gruppo *magnetici* (inversione della componente verticale del campo magnetico). mN , mS : rispettivamente nord e sud magnetico; g : vettore gravità.

Il valore del campo magnetico risultante è stato misurato con un magnetometro “tipo fluxgate” (Applied Physics Systems, Mountain View, California). Dato il valore trascurabile della declinazione nel sito sperimentale ($<1^\circ$), il nord geografico ed il nord magnetico sono stati considerati coincidenti.

Analisi dei dati

L'analisi dei dati raccolti ha determinato per ogni gruppo sperimentale, definito da sito di cattura (*Porta* e *Massaciuccoli*) e trattamento (*magnetici* e *controlli*), sia il grado attività durante il test sia l'orientamento medio; l'analisi è stata condotta seguendo il metodo già descritto in precedenza (vedi 3.1.2 Materiali e metodi).

Poiché in questo esperimento è stata utilizzata per la prima volta con la Rondine una nuova tipologia di carta di registrazione è stata condotta un'analisi per valutare un eventuale effetto della giuntura e della linea simmetrica tracciata a matita (vedi sopra) sull'orientamento.

Attese

Alla luce di quanto ottenuto da esperimenti condotti nello stesso sito sperimentale da noi utilizzato (Giunchi & Baldaccini 2004, 2006) le risposte possibili delle rondini utilizzate come *controlli* sono:

1. un orientamento diretto verso la direzione attesa per la stagione (sud) se gli animali sono motivati a continuare la migrazione;
2. un orientamento diretto verso nord se viene messo in atto un comportamento di homing verso i siti di roost per compensare il dislocamento subito; infatti i siti di cattura si trovano entrambi a nord rispetto al sito di test (vedi Fig. 3.10)

In ogni caso, a prescindere dalla risposta dei *controlli*, ci aspettiamo che i *magnetici* mostrino un orientamento opposto, se la bussola magnetica posseduta dalle rondini sfrutta l'inclinazione delle linee del campo magnetico. In questo caso, infatti, i *magnetici* percepiscono un campo magnetico la cui inclinazione è invertita rispetto a quello percepito dai controlli (Fig. 3.13).

3.2.3 Risultati

Complessivamente sono state saggiate 164 rondini, 100 provenienti dal roost del lago di Porta e 64 da quello del lago di Massaciuccoli.

La Tabella 3.3 riporta il numero di animali saggiati suddivisi per sito sperimentale (*Porta* e *Massaciuccoli*) e per trattamento (*magnetici* e *controlli*) suddivisi in *magri* e *grassi* in base alle condizioni fisiche al momento della cattura in (vedi 3.2.2 Materiali e metodi).

Tabella 3.3 Animali saggiati suddivisi per sito sperimentale (Porta e Massaciuccoli) trattamento (controlli e magnetici) e in base alle condizioni fisiche (magri e grassi). Vedi Materiali e metodi per le definizioni dei sottogruppi

		<i>controlli</i>	<i>magnetici</i>
<i>Porta</i>	<i>magri</i>	33	38
	<i>grassi</i>	14	15
<i>Massaciuccoli</i>	<i>magri</i>	15	27
	<i>grassi</i>	10	12

Le condizioni fisiche alla cattura degli animali sperimentali, catturati nei due siti, sono risultate omogenee come mostra il confronto tra le distribuzioni degli individui delle due popolazioni nelle varie classi di grasso ($\chi^2_6 = 11.059$, $p > 0.05$) anche se esiste una tendenza degli animali di Porta ad essere più grassi (Fig. 3.15).

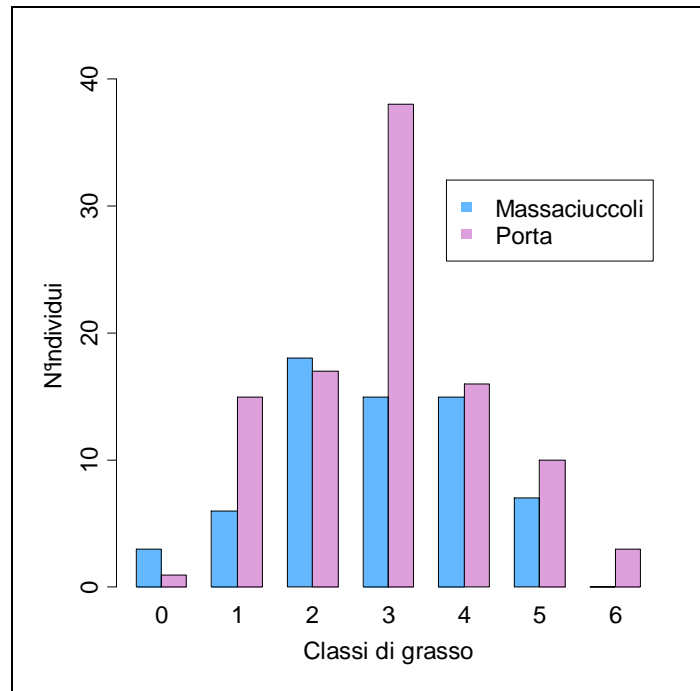


Fig. 3.15 Distribuzione di frequenza degli individui provenienti dal Lago di Massaciuccoli (*Massaciuccoli*) e al Lago di Porta (*Porta*) nelle diverse classi di grasso.

L'analisi dell'attività degli animali durante il test non ha mostrato sostanziali differenze tra gli animali dei due siti (*Massaciuccoli controlli* vs *Porta controlli*: $\chi^2_4=3.21$, $p>0.05$; *Massaciuccoli magnetici* vs *Porta magnetici*: $\chi^2_4=4.57$, $p>0.05$); nemmeno il trattamento sembra influenzare l'attività degli animali (*Massaciuccoli controlli* vs *Massaciuccoli magnetici*: $\chi^2_4=1.69$, $p>0.05$; *Porta controlli* vs *Porta magnetici*: $\chi^2_4=2.61$, $p>0.05$).

Per quanto riguarda l'analisi dei dati relativi all'orientamento (Tabella 3.4) gli animali indipendentemente dal sito e dal trattamento hanno mostrato una preferenza direzionale di tipo bimodale lungo l'asse E-W (Fig. 3.16). La direzione scelta dagli animali non è stata in nessun caso influenzata dal sito di provenienza nè dal trattamento come emerge dal confronto delle distribuzioni che non si sono rivelate statisticamente differenti (*Porta magnetici* vs *Porta controlli*: $W=2.98$, $p>0.05$; *Massaciuccoli magnetici* vs *Massaciuccoli controlli*: $W=1.75$, $p>0.05$; *Porta magnetici* vs *Massaciuccoli magnetici*: $W=2.99$, $p>0.05$; *Porta controlli* vs *Massaciuccoli controlli*: $W=2.67$, $p>0.05$; test di Mardia-Watson-Wheeler).

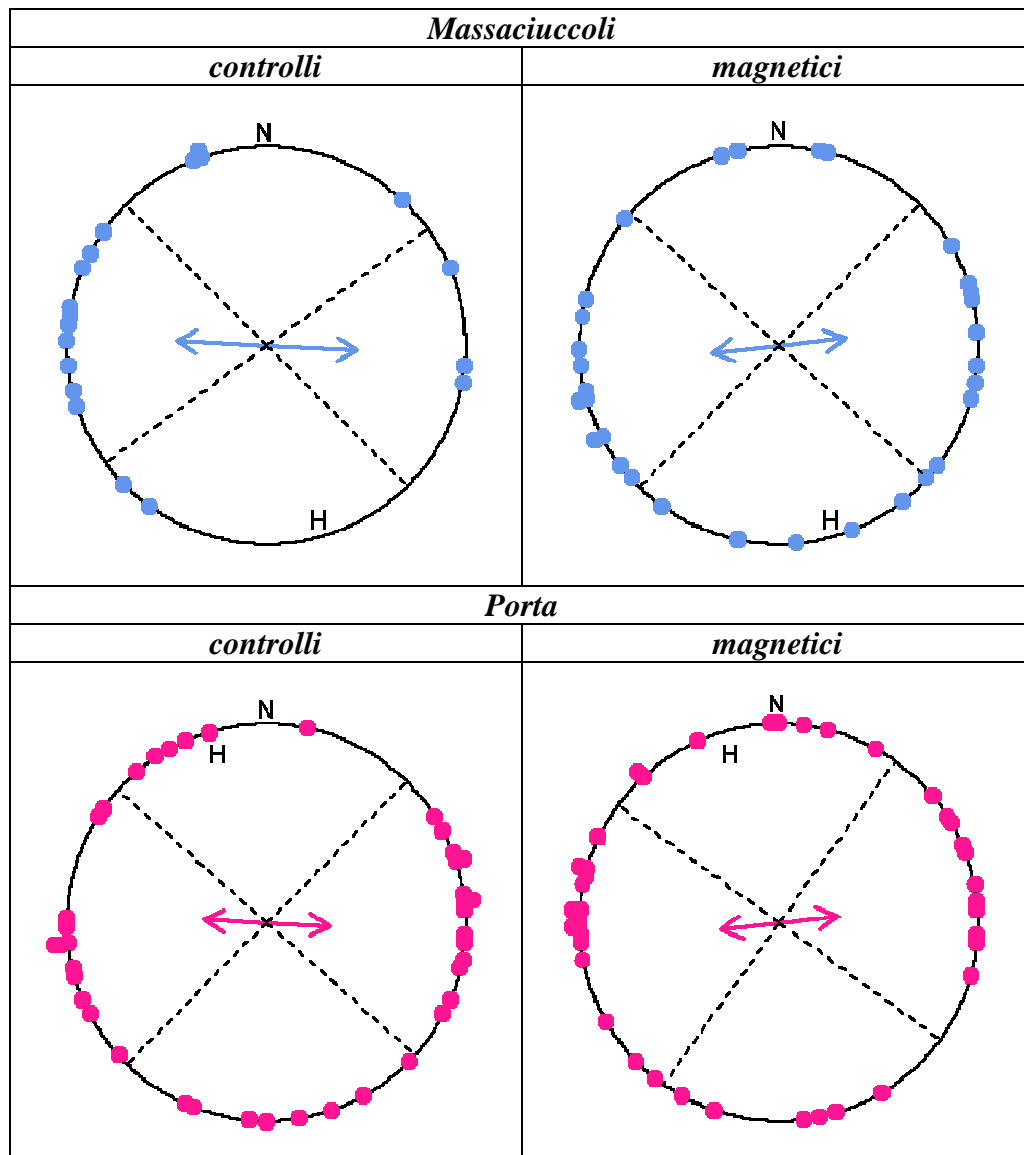


Fig. 3.16 Diagrammi di orientamento che riportano la distribuzione delle direzioni di orientamento di Rondini provenienti da Massaciuccoli e dal Lago di Porta saggiate con i due trattamenti. Per la descrizione dei diagrammi utilizzati vedi Fig. 3.8.

Tabella 3.4 Dati relativi alle preferenze direzionali delle rondini dei 4 gruppi sperimentali; per la descrizione vedi Tabella 3.2

	<i>n</i>	<i>α</i>	<i>r</i>
<i>Massaciuccoli magnetici</i>	33	83°-263°	0.333*
magri	22	90°/270°	0.28
grassi	11	75°/255°	0.473
<i>Massaciuccoli controlli</i>	20	93°-273°	0.456*
magri	14	81°/261°	0.56**
grassi	6	124°-304°	0.616
<i>Porta magnetici</i>	42	83°-263°	0.293*
magri	31	88°/268°	0.257
grassi	11	75°/255°	0.421
<i>Porta controlli</i>	42	92°-272°	0.316*
magri	29	87°/267°	0.35*
grassi	13	107°/287°	0.288

L'analisi dell'orientamento dei sottogruppi ottenuti suddividendo ulteriormente ogni gruppo sperimentale in *magri* e *grassi* (vedi 3.2.2 Materiali e metodi) non ha evidenziato alcuna influenza delle condizioni fisiche sulle prestazioni di orientamento degli animali (Tabella 3.4).

Sia per quanto riguarda il sito di *Massaciuccoli* che quello di *Porta*, il confronto delle distribuzioni tra individui *magri* e *grassi* non ha evidenziato differenze statisticamente significative né in condizioni di campo magnetico alterato (*Massaciuccoli magnetici magri* vs *Massaciuccoli magnetici grassi*: $W=0.200$, $p=0.923$; *Porta magnetici magri* vs *Porta magnetici grassi*: $W=0.581$, $p=0.796$; test di Mardia-Watson-Wheeler) né in condizioni di campo magnetico locale (*Massaciuccoli controlli magri* vs *Massaciuccoli controlli grassi*: $W=4.493$, $p=0.153$; *Porta controlli magri* vs *Porta controlli grassi*: $W=3.113$, $p=0.211$; test di Mardia-Watson-Wheeler).

L'analisi condotta per valutare l'effetto della giuntura e della linea ad essa simmetrica tracciata a matita ha evidenziato per tutti i gruppi un orientamento bimodale significativo verso questi due elementi di disomogeneità (*Massaciuccoli controlli*: $n=20$, $\alpha=3^{\circ}$ - 183° , $r=0.456^{*}$; *Massaciuccoli magnetici*: $n=33$, $\alpha=174^{\circ}$ - 354° , $r=0.332^{*}$; *Porta controlli*: $n=42$, $\alpha=2^{\circ}$ - 182° , $r=0.316^{*}$; *Porta magnetici*: $n=42$, $\alpha=173^{\circ}$ - 353° , $r=0.293^{*}$).

3.2.4 Discussione

I risultati ottenuti non hanno permesso di chiarire il meccanismo di funzionamento della bussola magnetica di questo migratore diurno in quanto l'orientamento mostrato dagli individui dei quattro gruppi sperimentali, indipendentemente dal sito e dal trattamento, è risultato omogeneo. Un orientamento bimodale diretto verso E-W, come quello mostrato non è mai stato osservato in precedenti esperimenti di dislocamento (Giunchi & Baldaccini 2004, 2006) nè risulta in linea con le attese: infatti le rondini saggiate non hanno mostrato alcuna tendenza a muoversi nella direzione migratoria attesa per la stagione, nè a compensare il dislocamento subito

dirigendosi verso i siti di cattura, collocati in posizione settentrionale rispetto al sito sperimentale. L'ipotesi più ragionevole per spiegare questo risultato è che le scelte direzionali dipendano in questo caso dalla presenza di fattori di disturbo all'interno delle gabbie di orientamento, legati probabilmente al mezzo di registrazione utilizzato. Infatti in questi esperimenti è stata sperimentata per la prima volta con questa specie una nuova tipologia di carta di registrazione, cioè una particolare carta pressosensibile (130 g/m², Barbè S.p.A.) che presenta caratteristiche diverse rispetto alla carta da correzione per macchina da scrivere (Tipp-Ex®), solitamente utilizzata in questa tipologia di esperimenti e anche alla carta termica da fax sperimentata nel 2006 (vedi paragrafo 3.1). Gli animali potrebbero essere stati attratti dalla giuntura creata dalla sovrapposizione dei lembi di carta del cono all'interno dell'imbuto (vedi Fig. 3.12). Per valutare un effetto di tale giuntura, rilevato anche in esperimenti che impiegavano la carta Tipp-Ex® (Nievergelt & Liechti 2000), essa è stata collocata in posizioni note, alternativamente in est o in ovest, cioè proprio nelle direzioni in cui i soggetti sperimentali hanno mostrato un orientamento marcato (Fig. 3.16). Anche l'analisi condotta per valutare l'effetto attrattivo della giuntura ha confermato questa ipotesi, evidenziando una marcata influenza di questi elementi di disomogeneità sulle scelte direzionali degli animali. La scelta delle posizioni di est e ovest è stata determinata dal fatto che le attese prevedevano un orientamento diretto verso sud o al limite diretto verso nord come già osservato per rondini dislocate e saggiate in questo sito di test (Baldaccini & Giunchi 2004, 2006), pertanto un orientamento verso la giuntura non si sarebbe sommato come rumore di fondo con l'orientamento verso le direzioni attese. Un effetto così marcato non è stato evidenziato in esperimenti condotti con la stessa tipologia di carta su Balia nera e Beccafico (vedi capitolo 4 e 5), pertanto potrebbe trattarsi di una risposta specie specifica o legata alle condizioni sperimentali diurne in cui i test sono stati condotti..

Nel complesso i dati raccolti forniscono importanti indicazioni di tipo metodologico suggerendo la necessità di mettere a punto nuove metodologie di registrazione per saggiare questa specie. Tuttavia i risultati ottenuti non chiariscono i meccanismi di funzionamento della bussola magnetica della Rondine rendendo pertanto necessarie ulteriori indagini.

4. Esperimenti di orientamento ripetuti su balie nere e beccafichi mantenuti in cattività

4.1 Introduzione

Durante il viaggio di ritorno dai quartieri di svernamento alle aree riproduttive i migratori transahariani, devono affrontare molte ore di volo superando barriere ecologiche, quali il deserto del Sahara e il Mar Mediterraneo. Per sopravvivere e giungere a destinazione gli uccelli devono disporre di sufficienti riserve energetiche che vengono accumulate prima e durante la migrazione attraverso l'iperfagia (Berthold 1975; Blem 1980), cioè una sovralimentazione mirata all'accumulo di sostanze energetiche soprattutto sotto forma di depositi sub-cutanei di grasso (con aumento dal 10% al 40% del peso), la cui quantità è rapportata alla distanza che l'individuo deve coprire (Berthold 1996). Spesso le riserve accumulate prima della partenza vengono consumate dai migratori transahariani per attraversare con un unico volo non-stop il deserto del Sahara e parte del Mar Mediterraneo. Pertanto al termine di questo volo essi devono necessariamente fermarsi per ripristinare appena possibile le riserve energetiche in siti di sosta adeguati. In questi luoghi molti uccelli spesso giungono senza più tracce di grasso e con i muscoli pettorali fortemente ridotti (Pilastro & Spina 1997). La durata della sosta e la scelta della dieta dipendono dalle caratteristiche del sito, dalla specie e dalle condizioni fisiche dei migratori al loro arrivo. Non tutte le aree di sosta sono equivalenti; infatti un sito di sosta ottimale

deve fornire disponibilità di cibi altamente energetici, come frutta, bacche e nettare (Bairlein 2003). Per quanto riguarda il sito di sosta di Ventotene quest'ultimo alimento sembra costituire un'importante risorsa per i migratori (Schwilch et al. 2001). I cibi ad alto contenuto di zucchero sembrano essere molto importanti anche per specie insettivore, visto che in seguito al lungo volo migratorio gli animali possono andare incontro a una sorta di autodigestione che porta a riduzioni nel tratto digestivo (Klaassen & Biebach 1994; Klaassen et al. 1997). In questa situazione l'assunzione di sostanze ricche di energie ma facilmente assorbibili, come le sostanze zuccherine, è il miglior compromesso in vista di un ripristino totale delle capacità digestive. L'assunzione di grandi quantità di glucosio potrebbe favorire il passaggio da uno stato fisiologico catabolico a uno anabolico, favorendo la sintesi di grassi e proteine (Schwilch et al. 2001).

Studi condotti durante la migrazione autunnale (Sandberg et al. 1991; Yong & Moore 1993) hanno riscontrato una relazione significativa tra attività migratoria e quantità di riserve energetiche mostrando un aumento dell'inquietudine in corrispondenza con il ripristino graduale dei depositi di grasso durante la sosta. Anche le scelte direzionali sembrano essere influenzate dalle condizioni energetiche. Infatti studi condotti su diverse specie hanno dimostrato che mentre individui in buone condizioni tendono a mostrare un'attività orientata nella direzione di migrazione, individui in condizioni fisiche non ottimali tendono ad orientarsi in direzione opposta (Sandberg et al. 1988, Sandberg 2003). Questa "retromigrazione" è stata interpretata come una decisione degli animali in condizioni fisiche non ottimali di non proseguire il viaggio in prossimità di barriere ecologiche (per esempio bracci di mare), orientandosi in cerca di aree di foraggiamento migliori (Sandberg 1994; Åkesson et al. 1996; Bäckman et al. 1997).

Molti degli esperimenti volti ad analizzare il comportamento di migratori in gabbie di orientamento sono stati condotti impiegando soggetti sperimentali catturati in un sito di sosta (Helbig 1991, Åkesson 1994), anche se occorre lasciar trascorrere un certo periodo di tempo dalla cattura per ottenere dagli animali risposte orientate. Infatti come riportano studi effettuati su individui catturati durante il volo attivo e subito saggati (Muheim & Jenni 1999, Muheim et al. 1999), gli animali subiscono un forte stress in seguito alla cattura e alla manipolazione e questo influisce sulle loro

prestazioni di orientamento. Le evidenze finora raccolte in quest'ambito non sono ancora conclusive, pertanto risulta interessante approfondire questo aspetto con ulteriori indagini.

Scopo degli esperimenti

Negli esperimenti di seguito riportati, esemplari di due specie di passeriformi migratori notturni, la Balia nera e il Beccafico, catturati in un sito di sosta sono stati saggiati più volte durante un periodo di cattività. Obiettivo di questi esperimenti è stata la valutazione delle prestazioni di orientamento di animali in test successivi per valutare l'influenza delle condizioni energetiche e della durata della cattività sulle scelte direzionali. Questi dati sono stati raccolti anche per programmare esperimenti successivamente condotti (Capitolo 5) scegliendo la specie più idonea allo scopo e definendo gli aspetti principali del protocollo. In questa sessione sperimentale è stata per la prima volta utilizzata nei test di orientamento su migratori notturni una nuova tipologia di carta di registrazione con cui sostituire il Tipp-Ex®, carta normalmente usata in questo tipo di esperimenti ma ormai fuori produzione.

4.2 Materiali e metodi

4.2.1 Area di studio

Gli animali sono stati saggiati presso l'isola di Ventotene (40°48'N; 13°25'E), nel mar Tirreno a circa 50 Km dalla costa della penisola italiana (Fig. 4.1). L'isola appartenente all'arcipelago delle isole Pontine fa parte della Riserva Naturale Statale "Isole di Ventotene e S. Stefano" istituita nel maggio 1999. L'isola di origine vulcanica raggiunge circa i 2800 m e nel suo punto più elevato raggiunge i 139 m sul livello del mare. La vegetazione attuale priva di alberi e costituita da arbusti della

macchia mediterranea e da diversi endemismi adattati al clima mite ha sostituito quella originaria che nel corso dei secoli è stata profondamente alterata dall'attività antropica. L'isola per la sua collocazione geografica costituisce un sito di sosta molto importante per i migratori soprattutto durante la stagione primaverile. Per questo motivo sull'isola dal 1988 è presente una stazione di inanellamento a scopo scientifico dell'ISPRA (ex INFS) cui ci siamo appoggiati per le operazioni di cattura degli animali.

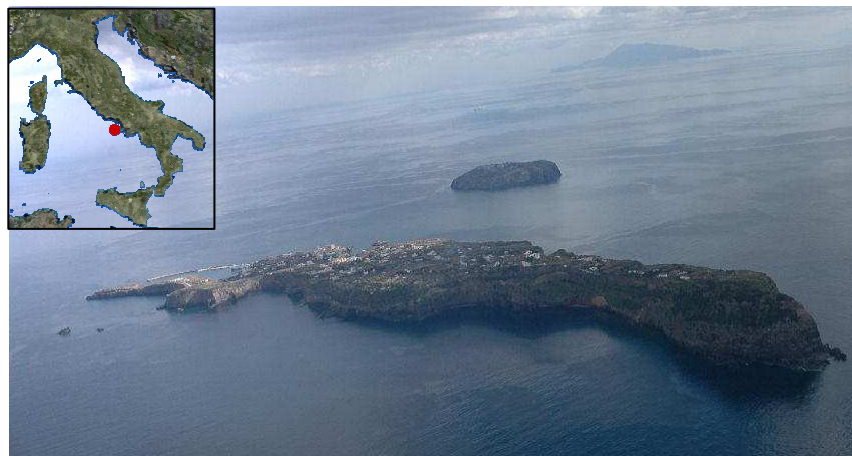


Fig. 4.1 Isola di Ventotene (LT); in alto a sinistra localizzazione nel Mar Tirreno.

4.2.2 Mantenimento in cattività

Gli animali sono stati mantenuti in cattività per alcuni giorni nel Museo Ornitologico presente sull'isola (Fig. 4.2) sistemati in gabbie di cartone (25×30×30 cm, Fig. 4.3) e sono stati nutriti con tarme della farina (*Tenebrio molitor*), mangime per insettivori e nettare artificiale con la stessa composizione di quello di una pianta in fioritura sull'isola, la *Brassica fruticosa*. Tale nettare è stato prodotto in laboratorio sciogliendo 250 g di fruttosio e 250 g di glucosio in 500 g di acqua, per ottenere un chilogrammo di soluzione concentrata al 50% in peso (Schwilch et al. 2001). Per valutare l'adattamento alla cattività degli animali è stata rilevata l'eventuale assunzione di cibo entro la prima ora dall'inserimento in gabbia; si sono quindi

considerati come *adattati* gli individui che hanno assunto cibo entro la prima ora, e *non adattati* gli altri.



Fig. 4.2 Museo ornitologico dell'isola di Ventotene e localizzazione rispetto alla zona in cui sono state collocate le reti per la cattura

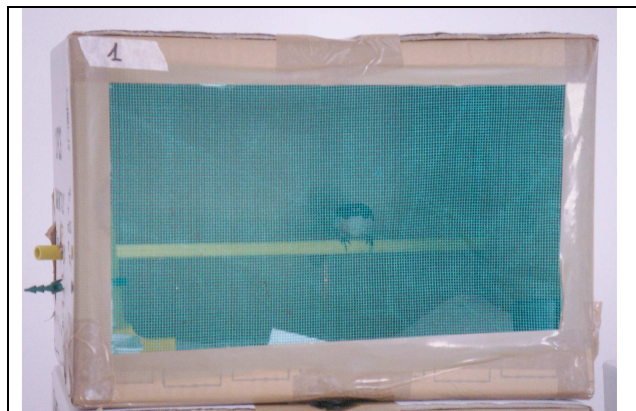


Fig. 4.3 Gabbia di cartone con all'interno un soggetto sperimentale in cattività

Durante la cattività, ogni giorno circa un'ora prima del tramonto, gli animali sono stati pesati (± 0.1 g) ed è stata valutata l'entità degli accumuli di grasso sottocutanei

(Fig. 4.4) con un metodo visivo basato su una scala di riferimento a 9 livelli (0=assenza di grasso; 8=il corpo è ricoperto da uno spesso strato di grasso; Kaiser 1993).

4.2.3 Protocollo

Il protocollo prevedeva di saggiare gli individui in quattro test consecutivi, due durante la notte e due all'alba per valutare se le prestazioni di orientamento migliorassero con il proseguimento della cattività e se esistessero differenze di motivazione tra la notte e l'inizio del giorno (Tabella 4.1). Tutti gli individui sono stati rilasciati al mattino del 3° giorno di cattività, al termine dell'ultimo test. I test sono stati condotti dopo il crepuscolo durante il 1° e il 3° giorno di cattività (esperimenti indicati rispettivamente come *1° notturno* e *2° notturno*), e all'alba del 2° e 4° giorno (*1° diurno*, *2° diurno*).

Tabella 4.1 Protocollo sperimentale applicato

1° giorno		2° giorno		3° giorno		4° giorno
Alba	Notte	Alba	Notte	Notte	Alba	Alba
-	test	test	-	-	test	test

L'ora del test è stata stabilita giornalmente in base a quella dell'alba e del tramonto solare facendo in modo di evitare la presenza della luna. I test di orientamento, condotti su un'ampia terrazza sulla sommità dell'edificio, sono stati effettuati con l'utilizzo di imbuto di Emlen modificati (Emlen & Emlen 1966; Rabol 1979) di plastica, aventi un diametro di 35 cm e un'altezza di 35 cm (Fig.4.5), il cui interno era rivestito con una particolare carta pressosensibile (130 g/m², Barbè S.p.A., PV) in grado di registrare l'attività e l'orientamento degli animali in termini di graffi. Questa carta è stata sperimentata per la prima volta in questi esperimenti in seguito all'uscita di produzione del Tipp-Ex®, carta di correzione per macchine da scrivere solitamente utilizzata in precedenza. La linea formata dalla sovrapposizione dei lembi del cono carta posto a rivestimento dell'imbuto è stata alternativamente collocata in direzione nord o sud, in modo da poter verificare un effetto di questo

elemento di disomogeneità sulle scelte direzionali degli animali (vedi Capitolo 3). Gli imbuto sono stati inseriti in assi di legno, collocate orizzontalmente ad un'altezza di 80 cm dal pavimento per mezzo di cavalletti, ad una distanza dalle mura dell'edificio tale da impedirne la visione e da evitare qualsiasi alterazione del campo magnetico naturale dovuta a materiale metallico presente nella struttura.



Fig 4.5 Apparato sperimentale utilizzato durante i test

Tutti i test sono stati eseguiti all'aperto permettendo agli animali la visione del cielo sovrastante, attraverso coperchi di rete. Per evitare reazioni fototattiche (Giunchi & Baldaccini 2004) ai bordi di ogni imbuto è stato applicato uno schermo di plexiglas alto 12 cm che garantiva all'alba un'ombreggiatura omogenea all'interno dell'imbuto di orientamento. I test della durata di 40 minuti sono stati condotti sempre in condizioni di cielo almeno parzialmente sereno. In ogni sessione sperimentale sono stati svolti uno o due turni, a seconda del numero di animali da saggiare, ognuno dei quali comprendente un numero massimo di 12 individui.

4.2.4 Analisi dei dati

Il grado di attività degli animali è stato valutato in base al numero di graffi facendo riferimento a cinque classi: “0” se nel cono erano presenti meno di 30 graffi, “1” tra 30 e 100 graffi; “2” tra 100 e 500 graffi; “3” tra 500 e 2000 graffi; “4” con più di 2000 graffi. Nelle analisi condotte non sono stati inclusi i coni a cui è stata attribuita attività pari a 0. Tre diversi rilevatori hanno individuato con una precisione di 5° la porzione di cono più graffiata traducendola in una direzione. Le direzioni modali degli individui appartenenti ad un determinato gruppo sperimentale sono state utilizzate per la determinazione del vettore medio di ogni gruppo (Batschelet 1981). Sono stati utilizzati per calcolare il vettore medio del gruppo soltanto gli animali *orientati* cioè quelli per i quali due su tre letture non differivano per più di 60°. Per valutare la significatività dell’orientamento medio è stato eseguito il test di Rayleigh (Batschelet 1981), che verifica se una distribuzione circolare differisce da una uniforme.

L’analisi dell’orientamento è stata condotta sia su gruppi sperimentali individuati sia dal momento in cui è stato effettuato dal test (1°-2° e *diurno-notturno*) sia dalle condizioni fisiche al momento del test (*magri* e *grassi*, rispettivamente con grasso 0-2 e 3-6 in base alla scala Kaiser). Sia le condizioni fisiche sia l’attività mostrata nelle diverse prove sperimentali sono state confrontate con il test di Wilcoxon per dati appaiati (Batschelet 1981), mentre per confrontare la direzione media degli animali nei diversi test è stato utilizzato il test di Moore per dati appaiati (Moore 1980). Tutte le analisi statistiche sono state condotte con l’ausilio del software R (R Development Core Team (2006).

4.2.5 Attese

L’ipotesi che questi esperimenti volevano verificare era che gli individui, in seguito alla permanenza in cattività con risorse alimentari disponibili *ad libitum*, migliorassero le loro condizioni fisiche e superassero lo stress conseguente alla cattura (Muheim & Jenni 1999) risultando di conseguenza migrare meglio orientati

negli ultimi test, in particolare nell'ultimo test notturno. Infatti trattandosi di due specie di migratori notturni catturati in un sito di sosta era plausibile che gli animali mostrassero motivazione a migrare soltanto dopo aver ripristinato le loro riserve energetiche. Infatti studi condotti con uccelli in gabbia (Gwinner et al. 1985; Yong & Moore 1993) hanno evidenziato che in presenza di cibo gli individui più magri tendono a rimandare la ripresa del viaggio, mentre in assenza di cibo tendono a ripartire immediatamente.

4.3 Risultati

4.3.1 Condizioni fisiche alla cattura e adattamento alla cattività

Balie nere

Il campione sperimentale saggiato (n=51) era costituito da esemplari di Balia nera che presentavano alla cattura un peso medio di circa 11.2 (± 0.9 DS) grammi e appartenevano in maggioranza alla classe di grasso 0 e 1 (Fig. 4.6).

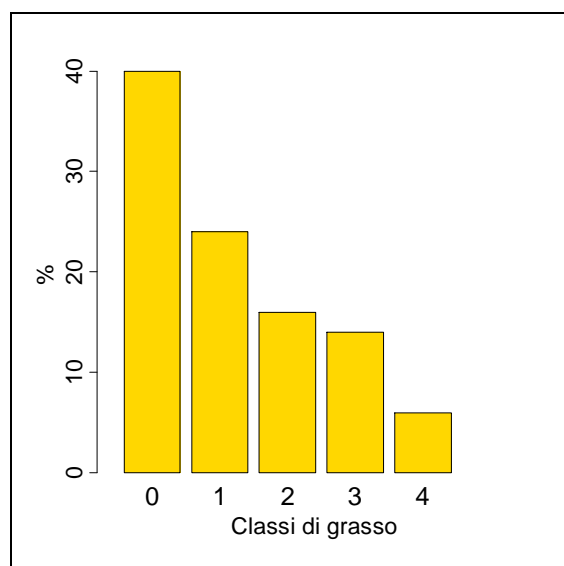


Fig. 4.6 Distribuzione di frequenza del grasso delle balie nere al momento della cattura.

La maggior parte degli individui (44 su 51, ovvero l'86% circa) è stato classificato come *adattato* avendo assunto cibo entro un'ora dall'introduzione in gabbia. Una tale omogeneità di risposta degli animali ha reso di fatto inutilizzabile questo parametro nelle analisi successive relative alla risposta delle balie ai test di orientamento.

I rilievi del peso e del grasso condotti quotidianamente sui singoli individui hanno evidenziato una tendenza ad ingrassare e ad aumentare in peso rispetto alle condizioni rilevate alla cattura (confronto peso tra rilievo al primo e ultimo test: $V=1122$, $p<<0.001$; confronto grasso tra rilievo al primo e ultimo test: $V=1076$, $p<<0.001$; test di Wilcoxon per dati appaiati, Fig. 4.7).

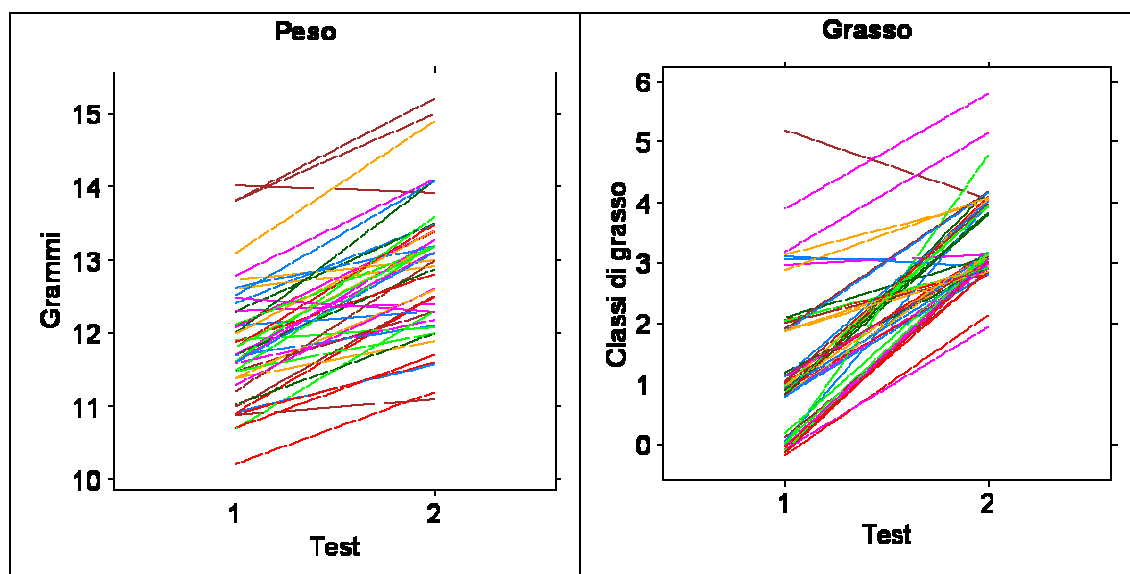


Fig. 4.7 Andamento del peso e del grasso tra il rilievo precedente al primo e all'ultimo test; ciascun segmento colorato rappresenta un singolo animale.

La Tabella 4.1 mostra per ogni giorno di cattività la ripartizione degli individui in base alle loro condizioni fisiche definite secondo le seguenti categorie: individui *magri* che presentano grasso tra 0 e 2 e *grassi* da 3 a 6 (punteggi riferiti alla scala a 9 valori di Kaiser, vedi Materiali e metodi).

Tabella 4.1 Condizioni fisiche degli animali ai vari test sperimentali.

Giorno cattività	Esperimento	Condizioni fisiche	
		<i>magri</i> (0-2)	<i>grassi</i> (3-6)
1°	<i>1°notturno</i>	44	7
2°	<i>1°diurno</i>	42	9
3°	<i>2°notturno</i>	3	46
4°	<i>2°diurno</i>	2	47

Beccafichi

I beccafichi saggiati ($n=43$) presentavano alla cattura un peso medio di 16.3 ± 1.5 grammi e appartenevano in maggioranza alle classi di grasso 2 e 3 (Fig. 4.8).

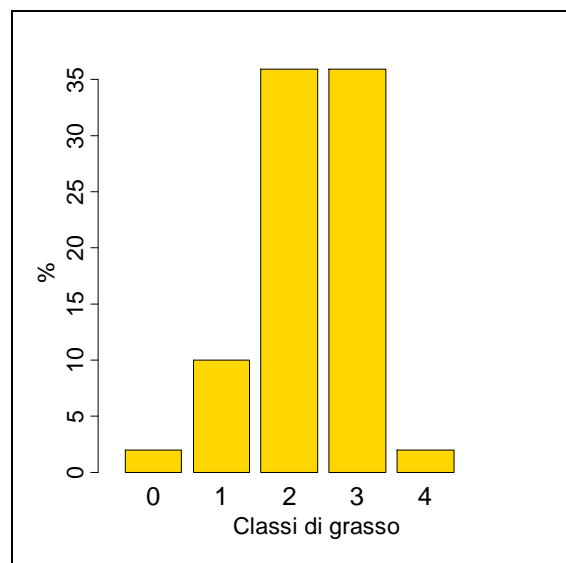


Fig.4.8 Distribuzione di frequenza del grasso dei beccafichi al momento della cattura.

I beccafichi hanno mostrato una tendenza generale ad aumentare il peso e il grasso durante la cattività (confronto peso tra rilievo al primo e ultimo test: $V=661$, $p < 0.001$; confronto grasso tra rilievo al primo e ultimo test: $V=157.5$, $0.001 < p < 0.05$; test di Wilcoxon per dati appaiati, Fig. 4.9). Il 72% dei beccafichi si è mostrato *adattato* (31 su 43) cioè si è cibato entro la prima ora dalla messa in gabbia, una percentuale inferiore rispetto alle balie nere (86%) ma che comunque

comprendeva buona parte del campione; per questo motivo la categoria *adattati* non è stata considerata nelle analisi successive.

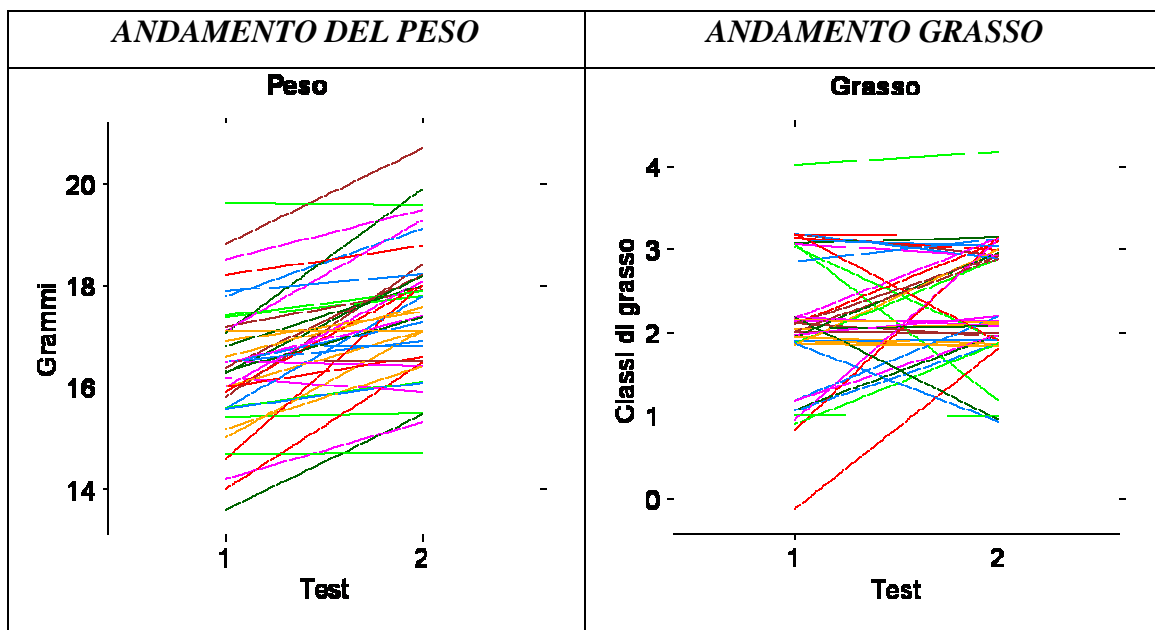


Fig. 4.9 Andamento del peso e del grasso tra il rilievo precedente al primo e all'ultimo test; ciascun segmento colorato rappresenta un singolo animale.

La Tabella 4.2 riporta le condizioni fisiche degli animali al momento dei test con la stessa suddivisione in *magri* e *grassi* già descritta per la Balia nera.

Tabella 4.2 Condizioni fisiche dei beccafichi ai vari test sperimentali.

Giorno cattività	Esperimento	Condizioni fisiche	
		<i>magri</i> (0-2)	<i>grassi</i> (3-6)
1°	1°notturno	32	12
2°	1°diurno	32	12
3°	2°notturno	24	18
4°	2°diurno	25	17

4.3.2 Attività e orientamento

Balie nere

Per quanto riguarda l'attività espressa in termini di graffi durante i test di orientamento (Fig. 4.10). le balie nere nelle prime due prove, relative al 1° e al 2° giorno di cattività, sono risultate più attive durante il giorno ($V=143$, $p<0.001$, test di Wilcoxon per dati appaiati). Durante il 3° e il 4° giorno di cattività invece non si è riscontrata una differenza significativa tra l'esperimento notturno e quello diurno ($V=679$, $p>0.05$). Confrontando i due test notturni si è potuta evidenziare una maggiore attività delle balie nel secondo ($V=875.5$, $p<0.01$), mentre il contrario si è verificato tra i due esperimenti diurni, in cui gli animali si sono mostrati più attivi nel primo rispetto al secondo ($V=158$, $p<0.001$). Il numero di balie nere attive durante al test rispetto al totale saggiato è risultato elevato soprattutto nelle ultime tre prove (Tabella 4.3).

Tabella 4.3 Numero di animali *attivi* (n° graffi >30) e *orientati* (vedi Materiali e metodi) per ogni sessione sperimentale. La % di *attivi* è calcolata rispetto ai totali, mentre quella di *orientati* rispetto agli attivi

Giorno cattività	Esperimento	Totali	<i>attivi</i>	<i>orientati</i>
1°	<i>1°notturno</i>	51	30 (59%)	29 (97%)
2°	<i>1°diurno</i>	51	48 (94%)	37 (77%)
3°	<i>2°notturno</i>	49	40 (82%)	39 (97%)
4°	<i>2°diurno</i>	49	39 (80%)	29 (74%)

Tra gli animali considerati *attivi* per ogni giorno di cattività, la maggior parte si è dimostrata orientata (Tabella 4.3; Fig. 4.11). Nel primo test notturno il gruppo complessivo non ha mostrato un orientamento statisticamente significativo (*1° notturno*: $n=30$; $\alpha=261^{\circ}$, $r=0.166$, $p>0.05$, test di Rayleigh) mentre nel primo test diurno gli animali si sono orientati significativamente verso NW (*1° diurno*: $n=43$; $\alpha=299^{\circ}$, $r=0.333$; $p=0.008$; test di Rayleigh). Il comportamento mostrato nei due test non è però risultato statisticamente differente (*1°notturno* vs *1°diurno*: $n=27$, $r_m=0.815$, $p>0.05$, test di Moore per dati appaiati)

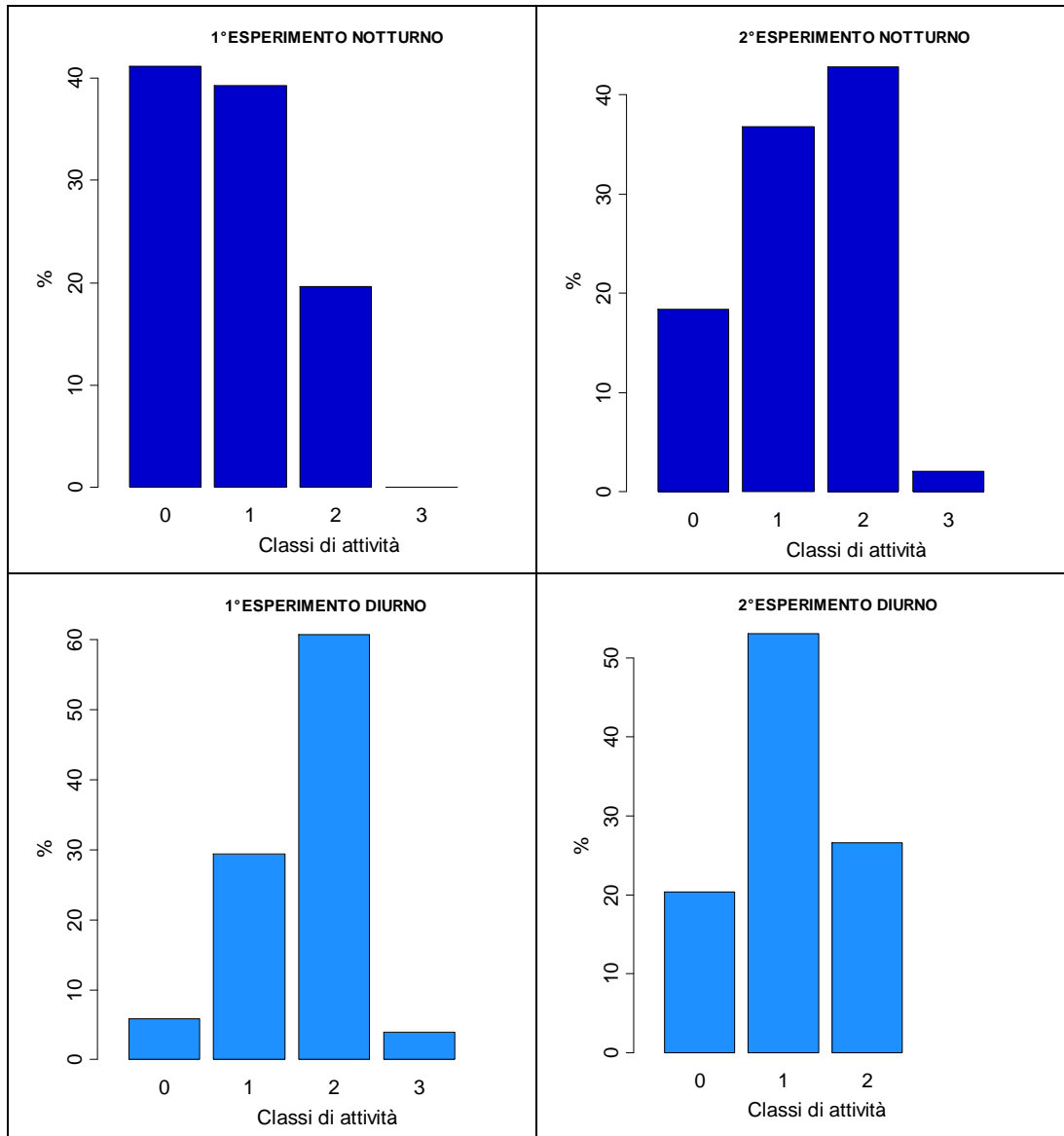


Fig 4.10 Distribuzione di frequenza degli individui in base alle classi di attività registrate nelle diverse sessioni sperimentali (vedi Materiali e metodi per la definizione delle classi di attività).

Al 2° *notturmo* il gruppo ha mostrato un orientamento unimodale significativo diretto verso W ($n=39$, $\alpha=267^\circ$, $r=0.620$, $p=0$; test di Rayleigh) mentre al 2° *diurno* l'orientamento complessivo non è risultato statisticamente significativo ($n=33$; $\alpha=216^\circ$, $r=0.207$, $p>0.05$; test di Rayleigh). In questo caso il confronto tra le preferenze direzionali degli stessi individui nei due test ha evidenziato differenze significative (2° *notturmo* vs 2° *diurno*: $n=27$, $r_m=1.304$, $0.01<p<0.05$, test di Moore per dati appaiati). Si evidenziano differenze statisticamente significative anche

comparando le scelte direzionali compiute dagli animali nei test 1° e 2° notturno (1° notturno vs 2° notturno: $n=25$, $r_m=1.154$, $p<0.05$, test di Moore per dati appaiati) e nei test 1° e 2° diurno (1° diurno vs 2° diurno: $n=32$, $r_m=1.154$, $p<0.05$, test di Moore per dati appaiati).

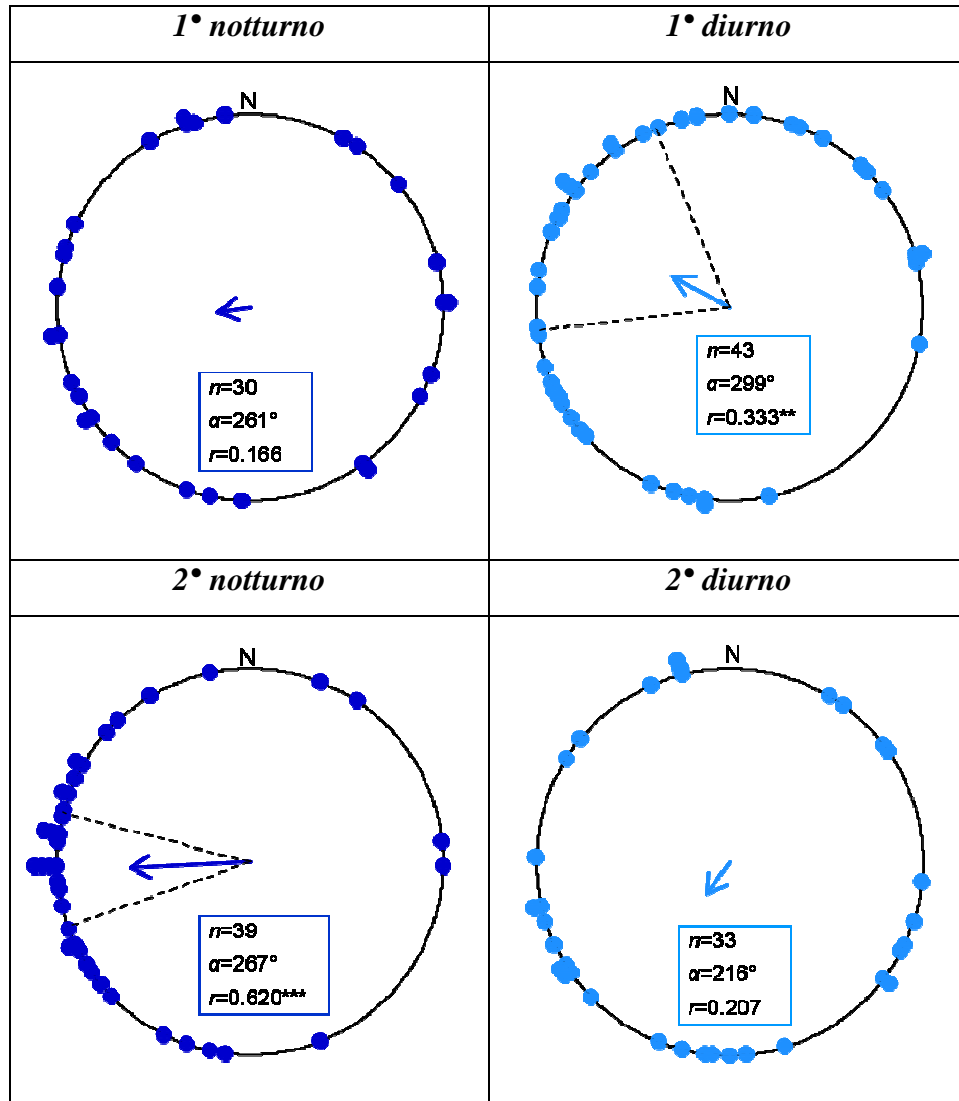


Fig. 4.11 Diagrammi circolari che riportano la distribuzione delle direzioni delle balie nere saggiate durante la cattività in 2 test notturni (al 1° e 3° giorno) e 2 test diurni (al 2° e al 4° giorno). La direzione media del campione (α) è rappresentata dalla freccia (vettore medio) interna a ciascun diagramma la cui lunghezza (r) è rapportata al raggio del cerchio, posto uguale a uno. Le linee tratteggiate relative ai test risultati orientati in maniera significativa (Rayleigh test) indicano gli intervalli di confidenza al 95%.

L'analisi delle differenze comportamentali in termini di attività e orientamento tra gli animali appartenenti alle classi *magri* e *grassi* non è stata condotta perché queste categorie non erano sufficientemente rappresentate nei vari giorni di test (vedi Tabella 4.2).

Beccafichi

L'analisi dell'attività espressa in termini di graffi ha evidenziato che i beccafichi, nelle prime due prove (*1° notturno* e *1° diurno*), hanno mostrato una maggiore attività nel test diurno ($V=23$, $p<<0.001$, test di Wilcoxon per dati appaiati; Fig. 4.11). Lo stesso risultato si è ottenuto confrontando l'attività nelle ultime due prove (*2° notturno* e *2° diurno*; $V=258$, $p=0.016$, test di Wilcoxon per dati appaiati; Fig. 4.11). Il confronto tra le due prove notturne ha evidenziato una differenza significativa di attività, con i beccafichi più attivi al secondo test notturno (Fig 4.11, $V=135$, $p<<0.001$), mentre l'attività mostrata nei due test diurni è risultata simile ($V=401.5$; $p>0.05$).

La Tabella 4.4 riporta il numero di individui *attivi* (graffi>30) nei quattro test sperimentali.

Tabella 4.4 Numero di animali *attivi* (n°graffi>30) e *orientati* (vedi Materiali e metodi) per ogni sessione sperimentale. La % di *attivi* è calcolata rispetto ai totali, mentre quella di *orientati* rispetto agli attivi

Giorno cattività	Esperimento	Totali	<i>attivi</i>	<i>orientati</i>
1°	<i>1°notturno</i>	44	13 (29.5%)	13 (100%)
2°	<i>1°diurno</i>	44	37 (84%)	31 (83.8%)
3°	<i>2°notturno</i>	42	23 (54.7%)	22 (95.6%)
4°	<i>2°diurno</i>	42	41 (97.6%)	34 (82.9%)

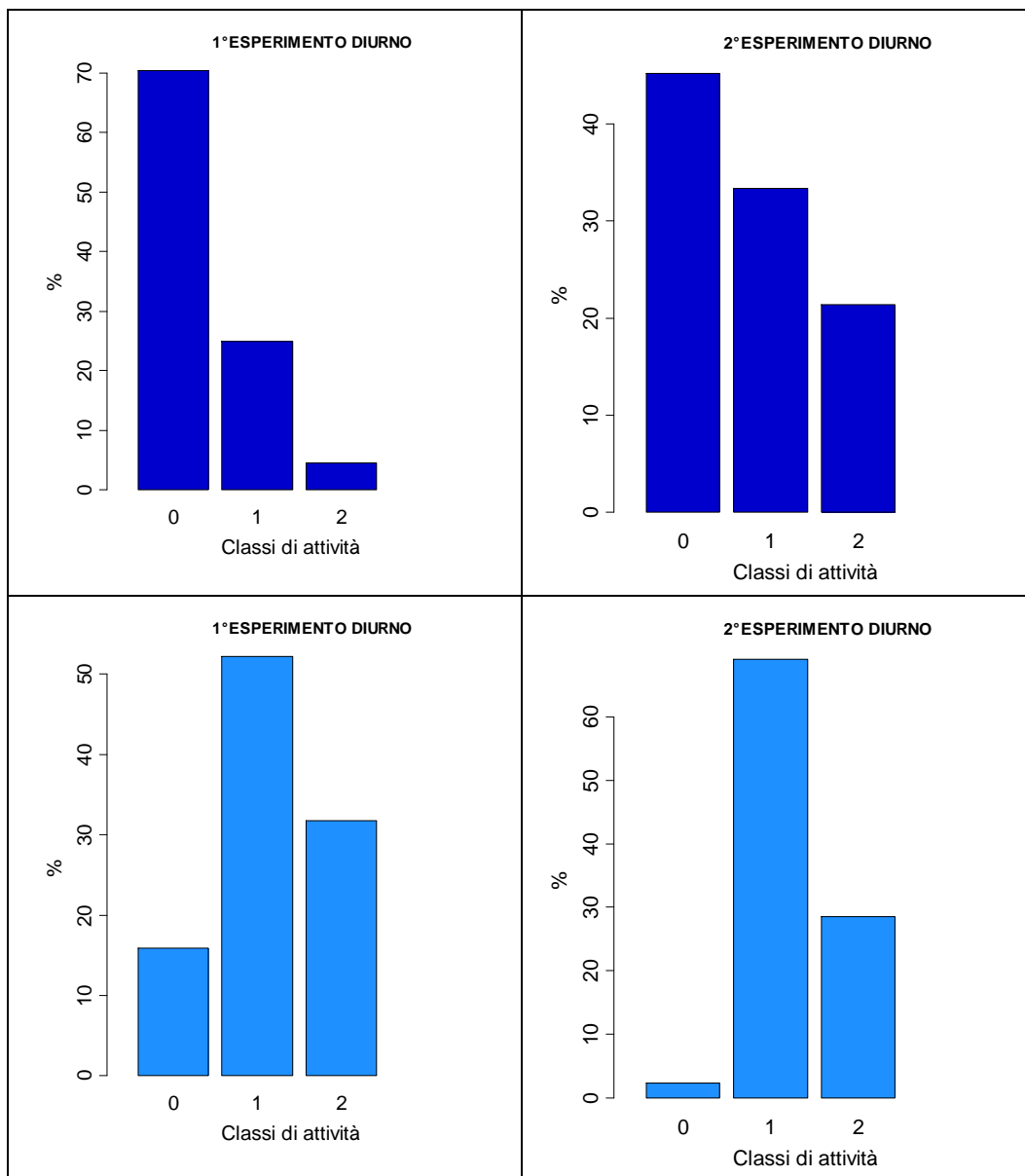


Fig 4.11 Distribuzione di frequenza degli individui in base alle classi di attività registrate nelle diverse sessioni sperimentali (vedi Materiali e metodi per la definizione delle classi di attività).

Tra gli animali considerati *attivi* per ogni giorno di cattività, la maggior parte si è dimostrata orientata (vedi Tabella 4.4). Nel primo test notturno il gruppo complessivo non ha mostrato un orientamento statisticamente significativo (1° notturno: $n=13$; $\alpha=187^{\circ}$, $r=0.397$, $p>0.05$, test di Rayleigh; Fig. 4.12) e nemmeno al

primo test diurno gli animali non hanno mostrato un orientamento statisticamente significativo (1° diurno: $n=31$; $\alpha=235^{\circ}$, $r=0.212$; $p>0.05$; test di Rayleigh; Fig. 4.12). Al secondo test *notturno* il gruppo ha mostrato un orientamento unimodale significativo diretto verso W (2° notturno: $n=22$, $\alpha=256^{\circ}$, $r=0.641$, $p<0.001$; test di Rayleigh; Fig. 4.12) mentre al secondo test *diurno* l'orientamento complessivo non è risultato statisticamente significativo (2° diurno: $n=34$; $\alpha=232^{\circ}$, $r=0.207$, $p>0.05$; test di Rayleigh; Fig. 4.12).

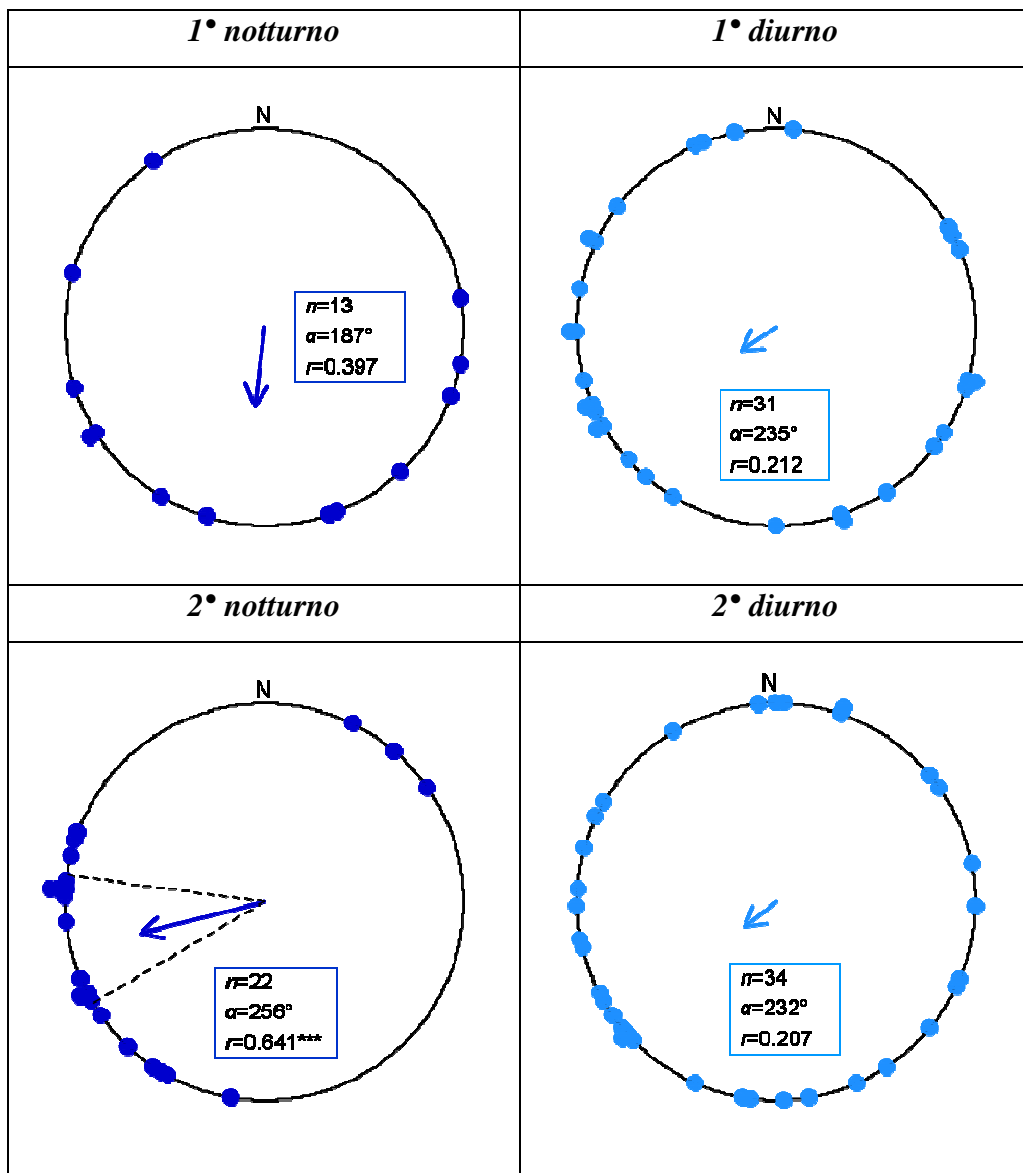


Fig. 4.12 Diagrammi circolari che riportano la distribuzione delle direzioni dei beccafichi saggiati durante la cattività in 2 test notturni (al 1° e 3° giorno) e 2 test diurni (al 2° e al 4° giorno). Vedi Fig. 4.10 per la descrizione del diagramma utilizzato.

Anche in questo caso il confronto tra le preferenze direzionali degli stessi individui nei due test non ha evidenziato differenze significative (2° notturno vs 2° diurno: $n=19$, $r_m=0.479$, $p>0.05$, test di Moore per dati appaiati). Non si evidenziano differenze statisticamente significative neppure comparando le scelte direzionali compiute dagli animali nei test 1° e 2° notturno (1° notturno vs 2° notturno: $n=9$, $r_m=0.842$, $p>0.05$, test di Moore per dati appaiati) e nei test 1° e 2° diurno (1° diurno vs 2° diurno: $n=26$, $r_m=0.096$, $p>0.05$, test di Moore per dati appaiati).

L'analisi delle differenze di attività e orientamento in animali *magri* e *grassi* anche in questo caso non è stata effettuata perché nei primi due giorni di cattività la maggior parte degli animali apparteneva alla classe *magri*, mentre negli ultimi due alla classe *grassi* (vedi Tabella 4.2).

4.4 Discussione

Balie nere

Come già evidenziato in altri esperimenti (e.g. Adamo et al. 1999; Mouritsen & Larsen 2001; Rabøl et al. 2002), le balie nere si sono dimostrate soggetti particolarmente idonei per lo svolgimento di test di orientamento che comportino il mantenimento prolungato in cattività di individui selvatici. In effetti, nonostante la sostanziale povertà delle condizioni fisiche iniziali degli animali utilizzati nei test, peraltro caratteristica del luogo di cattura (Spina et al. 1993), le balie hanno mostrato un rapido adattamento alla cattività. La gran parte degli individui ha iniziato a nutrirsi entro un'ora dal momento dell'ingresso in gabbia e si è inoltre registrato un miglioramento generalizzato delle condizioni fisiche degli animali col procedere della cattività, evidenziato dall'analisi condotta su peso e grasso. Questa tendenza è stata confermata dall'osservazione del comportamento in gabbia che ha evidenziato un rapido adattamento alla presenza dello sperimentatore nella stanza. L'ingrassamento omogeneo degli individui ha purtroppo impedito un'analisi

sufficientemente dettagliata dell'effetto delle condizioni fisiche e dell'adattamento in gabbia sulla risposta delle balie ai test di orientamento, impedendo di evidenziare differenze di motivazione in individui magri e grassi, rilevate in alcuni studi (Gwinner et al. 1985; Yong & Moore 1993). Per quanto riguarda l'orientamento, gli animali si sono mostrati orientati in modo omogeneo solamente al primo test diurno e al secondo test notturno. Questo forse potrebbe dipendere da un aumento della motivazione a migrare di notte con il proseguimento della cattività e il superamento dello stress subito alla cattura (Muheim & Jenni 1999). L'esito del primo esperimento notturno sembra confermare l'ipotesi che gli individui magri tendano a non esibire quadri pronunciati di inquietudine migratoria, essendo scarsamente motivati ad abbandonare in breve tempo il sito di stop-over (Sandberg 2003). Al contrario, è presumibile che questi presentino una forte motivazione a ristabilire rapidamente le loro riserve energetiche, la quale si potrebbe manifestare in un'intensa attività diurna non orientata (si veda Berthold 1996), analoga a quella registrata nel primo esperimento condotto all'alba (Fig. 4.9). La veloce ricostituzione delle condizioni energetiche, determinata da una disponibilità di cibo *ad libitum* all'interno delle gabbie, dovrebbe successivamente, consentire agli animali di riprendere la migrazione. In questo senso quindi si può leggere la risposta orientata nonché l'elevato livello di attività registrato durante le ore notturne della terza prova. Infatti le balie sono uccelli diurni che durante la notte sono sostanzialmente inattivi tranne che nel periodo della migrazione. In ogni caso l'orientamento mostrato dagli individui in questi due test è risultato non congruo con la stagione e non ascrivibile a elementi di disomogeneità all'interno delle gabbie sperimentali, come la giuntura della carta (vedi 4.3 Materiali e metodi). Gli animali infatti hanno mostrato una forte componente di ovest, probabilmente a causa di un effetto di disturbo dovuto a illuminazione e rumori. Infatti gli esperimenti erano condotti a cielo visibile e, nonostante la presenza degli schermi in plexiglas applicati attorno agli imbuti (vedi 4.3 Materiali e metodi), non è possibile escludere la percezione di sorgenti luminose seppure non vicine. Anche un effetto attrattivo del rumore del mare sulla scogliera, situata sotto il sito di test in direzione ovest, non può non essere preso in considerazione. Pertanto, sebbene l'elevato numero di soggetti sperimentali catturati in questo sito di sosta, il buon adattamento alla cattività e il livello di attività

mostrato durante i test abbiano indicato che sia il sito sia il soggetto sperimentale scelti sono idonei per esperimenti, alcuni elementi hanno suggerito modifiche del protocollo da attuare in esperimenti successivi (vedi Capitolo 5). In particolare per eliminare effetti di disturbo i test successivi sono stati condotti in condizione di cielo non visibile e in un sito sufficientemente distante dalla scogliera.

Beccafichi

I beccafichi, pur avendo mostrato di cibarsi e ingrassare durante la cattività, hanno mantenuto per tutto il periodo un certo livello di irrequietezza accompagnato da reazioni di fuga in risposta alla presenza dello sperimentatore nella stanza. Inoltre durante i test, soprattutto quelli notturni, hanno mostrato un basso livello di attività; questi elementi hanno portato a ritenerli meno idonei rispetto alle balie nere come soggetti sperimentali in esperimenti successivi. Questo è un risultato inatteso in quanto i beccafichi sono stati utilizzati con successo in molti studi sull'orientamento (Wiltschko & Gwinner 1974, Wiltschko & Wiltschko 1992); tale differenza potrebbe essere dovuta al fatto che gli esperimenti riportati in questa tesi sono stati condotti durante la migrazione primaverile su animali in condizioni fisiche particolarmente precarie. Questo elemento potrebbe aver contribuito a rendere la permanenza in cattività difficile e l'orientamento nei test di orientamento altamente variabile. Infatti, per quanto riguarda l'orientamento, gli animali si sono mostrati non orientati in modo omogeneo in tutti i test, eccetto che nel 2° *notturno*; in quest'ultimo il gruppo ha mostrato un orientamento significativo verso W, analogo a quello mostrato dalle balie nere. Questo risultato conferma l'ipotesi precedentemente formulata per spiegare il comportamento delle balie nere; infatti sembra plausibile l'effetto attrattivo di elementi di disturbo esterni, come per esempio il rumore del mare, che si infrangeva contro la scogliera proprio ad ovest, sotto la terrazza in cui sono stati condotti gli esperimenti.

Per quanto riguarda le metodologie di registrazione dell'attività e dell'orientamento (vedi sottoparagrafo 4.3.1 Materiali e metodi), la carta pressosensibile utilizzata si è rivelata un buon sostituto del Tipp-Ex© in quanto ha permesso una buona

registrazione dei graffi che sono risultati facilmente visibili per i rilevatori. Inoltre anche eventuali effetti di disturbo dovuti a elementi di disomogeneità all'interno dell'imbuto, come per esempio la giuntura della carta (vedi sottoparagrafo 4.3.1 Materiali e metodi) sono risultati minimi, diversamente da quanto osservato con altre specie (vedi Capitolo 3).

5. Esperimenti di conflitto condotti su esemplari di Balia nera durante la migrazione primaverile

5.1 Introduzione

I migratori utilizzano diversi sistemi bussolari per scegliere e mantenere una direzione migratoria appropriata alla stagione (vedi paragrafo 1.2): bussola magnetica, bussole astronomiche e riferimenti derivati dal pattern di luce polarizzata del cielo (Emlen 1970; Able 1982; Moore 1987; Schmidt-Koenig 1990; Phillips & Moore 1992; Munro & Wiltschko 1995; Wiltschko & Wiltschko 1995; Muheim et al. 2006b, 2007). La ridondanza di questi sistemi bussolari permette agli uccelli di superare criticità che possono incontrare durante il viaggio, come per esempio condizioni di tempo avverso che possono rendere inaccessibili riferimenti celesti, oppure il passaggio in zone di anomalia magnetica dove i parametri del campo cambiano in modo non prevedibile rispetto al loro andamento generale. La presenza di molteplici fonti di informazione direzionale richiede tuttavia un certo livello di integrazione e calibrazione delle bussole, in modo da costituire un sistema funzionale (Muheim et al. 2006a). Per esempio nel caso che le diverse bussole forniscano informazioni contrastanti deve esistere una gerarchia che induca gli animali a privilegiare un tipo di informazione rispetto a un altro. La gerarchia tra sistemi bussolari renderebbe anche possibile la ricalibrazione dei vari riferimenti sul meccanismo bussolare dominante.

Per studiare le gerarchie tra le bussole sono stati condotti molti esperimenti in cui passeriformi migratori, soprattutto notturni, sono stati esposti a informazioni direzionali conflittuali per valutare quale dei riferimenti assuma maggiore importanza e se questa scelta sia accompagnata dalla ricalibrazione di una o più bussole. Tali esperimenti hanno prodotto risultati contraddittori (Able 1993; Åkesson 1994; Wiltschko et al. 1997, 1998a; Wiltschko & Wiltschko 1999; Cochran et al. 2004; Muheim et al. 2006b). In particolare, in test svolti in periodo premigratorio si è osservata nella maggior parte dei casi una dominanza delle informazioni bussolari solari (azimut e piano di polarizzazione della luce) sui riferimenti magnetici con conseguente ricalibrazione della bussola magnetica sul riferimento direzionale solare (Able & Able 1990a, 1993; Prinz & Wiltschko 1992; Weindler & Liepa 1999). Per quanto riguarda i test effettuati in periodo migratorio, alcuni esperimenti indicherebbero un utilizzo della bussola magnetica come riferimento primario (Wiltschko & Wiltschko 1975; Wiltschko et al. 1998b, 1999, 2001; Sandberg et al. 2000, 2002), mentre altri studi riportano una ricalibrazione della bussola magnetica sulla base di riferimenti visivi durante la migrazione (Able & Able 1995a; Cochran et al. 2004; Muheim et al. 2006b, 2007). Una recente revisione sull'argomento (Muheim et al. 2006a) ha evidenziato un elemento che potrebbe essere importante per spiegare la molteplicità di risultati ottenuti in esperimenti di conflitto: da quest'analisi è infatti emerso che le differenze nelle risposte ai test potrebbero dipendere, più che dal periodo in cui gli animali sono esposti al conflitto (premigratorio o migratorio), dall'accesso alle informazioni celesti. In particolare la vista della zona del cielo vicina all'orizzonte all'alba e al tramonto potrebbe fornire informazioni cruciali per la ricalibrazione della bussola magnetica sulle informazioni fornite dal pattern di luce polarizzata.

In questi due momenti del giorno la banda di massima polarizzazione (BMP) passa per lo zenith e interseca l'orizzonte verticalmente risultando massimamente visibile da parte degli animali. Questo tipo di informazione, che diversamente dall'ora locale di alba e tramonto non dipende nè dalla topografia del territorio circostante nè dall'altezza dell'orizzonte, potrebbe fornire un sistema di riferimento utile per l'orientamento. Poiché in alcuni esperimenti di conflitto tra campo magnetico e pattern di luce polarizzata (Moore & Phillips 1988; Phillips & Moore 1992; Muheim

et al. 2006b, 2007) è stato osservato un marcato orientamento bimodale in accordo con la rotazione della banda BMP, è stato ipotizzato che il meccanismo bussolare basato sulla luce polarizzata non sia dotato un meccanismo di compensazione del tempo fornendo pertanto solo una direzionalità assiale (Muheim et al. 2006a, 2006b). Tramite l'intersezione della BMP con l'orizzonte durante albe e tramonti successivi gli uccelli potrebbero determinare un riferimento geografico sul meridiano nord-sud, che resta indipendente dal periodo dell'anno e dalla latitudine a cui essi si vengono a trovare. Periodici aggiornamenti delle relazioni tra i pattern di polarizzazione all'alba e al tramonto potrebbero permettere agli animali di utilizzare una sola delle due fonti di informazioni quando l'altra non risulta disponibile per determinare la direzione di riferimento. Tale strategia permetterebbe agli animali di far fronte a cambiamenti latitudinali mantenendo una rotta lineare, cosa che non riuscirebbero a fare utilizzando uno solo dei due riferimenti alla volta. Infatti poiché la posizione del Sole all'alba e al tramonto cambia con la latitudine e con la stagione, l'utilizzo esclusivo di uno dei due riferimenti potrebbe portare gli animali a compiere rotte curvilinee.

Scopo degli esperimenti

Il lavoro svolto si inserisce nello studio dei rapporti gerarchici tra le bussole dei migratori con l'obiettivo di indagare i seguenti aspetti durante la migrazione prenuziale della Balia nera, *Ficedula hypoleuca*:

- 1) i rapporti gerarchici tra i due sistemi di riferimento considerati, bussola magnetica e pattern di luce polarizzata all'alba e/o al tramonto;
- 2) il verificarsi di un'eventuale integrazione tra le informazioni di luce polarizzata all'alba al tramonto per ricavare un riferimento di nord, nel caso in cui gli individui siano esposti ad entrambi i riferimenti.

Per analizzare questi aspetti sono stati condotti esperimenti di conflitto durante i quali i soggetti sperimentali sono stati in un primo tempo esposti a informazioni magnetiche e visive (pattern di luce polarizzata) che indicavano direzioni di Nord

divergenti di 90° tra loro e successivamente saggiati per verificare una eventuale ricalibrazione di un sistema bussolare rispetto all'altro. Per ricalibrazione di una bussola rispetto all'altra si intende un persistente allineamento del riferimento di una bussola sul riferimento di una bussola di altra natura. Il numero di esposizioni (singole o ripetute) e le modalità con cui il conflitto è stato realizzato (manipolazione della banda di massima polarizzazione in campo magnetico naturale o alterazione del campo magnetico in presenza di polarizzazione naturale) differivano a seconda del protocollo sperimentale applicato.

5.2 Area di studio

Abbiamo condotto esperimenti di conflitto su esemplari giovani e adulti di Balia nera presso l'Isola di Ventotene (vedi paragrafo 4.2).

Gli uccelli sono stati catturati durante la migrazione primaverile dai quartieri di svernamento africani ai quartieri riproduttivi nel nord Europa ed inanellati presso la Stazione di Inanellamento dell'ISPRA (ex INFS) presente sull'isola; gli esperimenti sono stati condotti nelle primavere 2007 e 2008. L'isola di Ventotene costituisce in primavera un sito di sosta molto importante per i migratori, soprattutto passeriformi, che svernano nell'Africa mediterranea o subsahariana, i quali giungono sull'isola dopo aver superato il Mediterraneo spesso con un unico volo ininterrotto (Pilastro & Spina 1997).

5.3 Condizioni fisiche e adattamento alla cattività

Gli animali sono stati mantenuti in cattività all'interno del museo ornitologico presente sull'isola (vedi paragrafo 4.2) e sono state nutrite con tarme della farina (*Tenebrio molitor*) e mangime per insettivori.

Le balie nere catturate nel 2007 ($n=65$) sono state mantenute in cattività per 5 giorni; al momento della sistemazione in gabbia è stata messa a disposizione degli animali una quantità nota di cibo e dopo un'ora è stato effettuato un controllo che ha evidenziato che tutti gli individui si erano alimentati. Questo elemento può essere considerato un indice di adattamento alla cattività in quanto di norma l'attività di foraggiamento sostituisce l'iniziale attività esplorativa quando i soggetti hanno superato lo stress provocato dall'inserimento in un ambiente nuovo. Durante la cattività si è registrato un aumento significativo del peso (aumento medio del peso dall'inizio alla fine della cattività: $32\pm 12\%$ DS) e anche il confronto condotto tra i rilievi di peso effettuati al 2° e al 5° giorno di cattività, rispettivamente giorno del test 1 e test 2 di orientamento (vedi dopo), conferma questo andamento (confronto peso al test 1 e test 2: $8\pm 9\%$; $t_{81,99}=-3.69$, $p<<0.001$ t -test di Welch per dati appaiati, Fig. 5.1a). Anche le riserve energetiche quantificate tramite indice di grasso sono aumentate progressivamente, con il passaggio alla classe di grasso successiva per la maggior parte degli animali (confronto grasso al 2° e 5° giorno: $V=652.5$, $p<<0.001$; test di Wilcoxon per dati appaiati).

Allo stesso modo le balie nere catturate nel 2008 ($n=112$) e sottoposte ad una cattività di 3 o 4 giorni a seconda del protocollo applicato (v. dopo) hanno mostrato un buon adattamento aumentando di peso (aumento medio del peso dall'inizio alla fine della cattività: $26\pm 10\%$; aumento medio del peso tra test 1, effettuato al 2° giorno, e il test 2, al 3° o 4° giorno a seconda del protocollo: $5\pm 5\%$ confronto peso al test 1 e test 2: $t_{221,2}=-3.86$, $p<<0.001$, t -test di Welch, Fig. 5.1b) e di grasso (confronto grasso al test 1 e test 2: $V=393$, $p<<0.001$; test di Wilcoxon per dati appaiati).

Il confronto tra le condizioni fisiche del gruppo saggiato nel 2007 e nel 2008 non ha mostrato alla cattura differenze significative né in termini di peso ($t_{97,69}=-0.63$, $p>0.05$, t -test di Welch) né di grasso ($\chi^2_4=8.02$, $p>0.05$) ed in entrambe le stagioni le

balie si sono mostrate appartenenti per la maggior parte alle classi di grasso inferiori (Fig. 5.2)

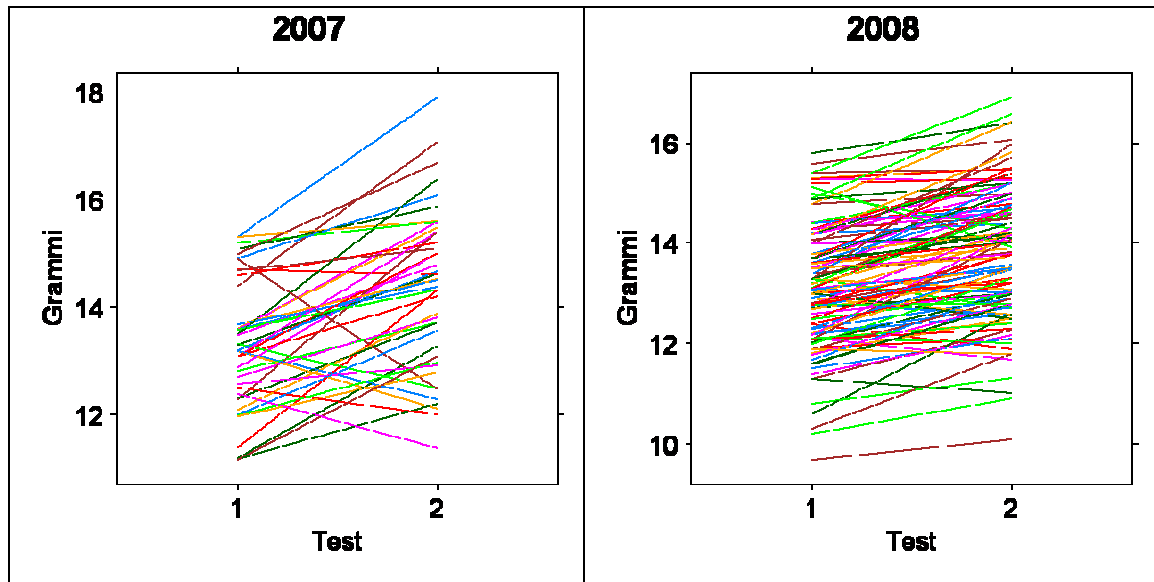


Fig. 5.1. Andamento del peso delle balie nere dal test 1 e test 2; ciascun segmento colorato rappresenta un animale. **A.** animali catturati nel 2007: test 1 e test 2 rispettivamente condotti al tramonto del 2° e 5° giorno di cattività subito dopo aver effettuato i rilievi. **B.** animali catturati nel 2008: test 1 e test 2 effettuati rispettivamente al tramonto del 2° e del 3° o 4° giorno di cattività a seconda del protocollo applicato.

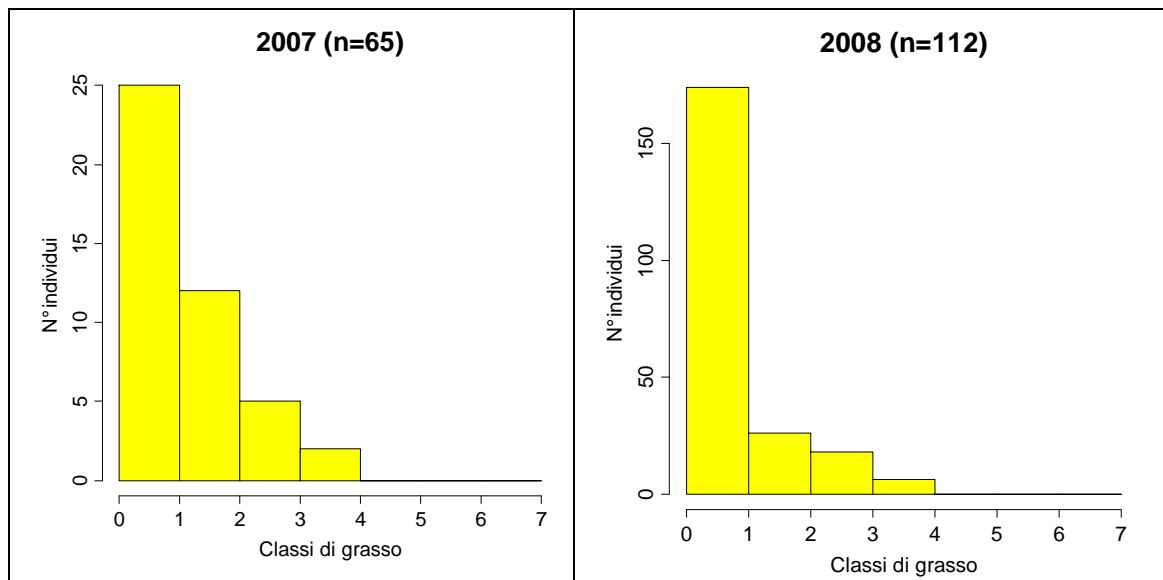


Fig. 5.2 Distribuzione del campione complessivo saggiato nel 2007 e nel 2008 nelle classi di grasso (Kaiser 1993)

5.4 Metodologie generali

I protocolli applicati prevedevano un test per valutare l'orientamento individuale il giorno seguente alla cattura (test 1), una o più esposizioni dei soggetti sperimentali ad una situazione di conflitto tra informazione magnetica e informazione visiva data dal pattern di luce polarizzata, e successivamente un secondo test (test 2) per valutare cambiamenti di orientamento da parte degli individui in seguito all'esposizione al conflitto. Tale esposizione era realizzata all'alba o al tramonto, a seconda del protocollo sperimentale applicato, sempre dallo stesso sito, un terrapieno antistante il museo ornitologico scelto perché offriva un'ampia visibilità dell'orizzonte. Il conflitto di riferimenti è stato realizzato (1) alterando il pattern di luce polarizzata in presenza di campo magnetico naturale, oppure (2) manipolando il campo magnetico e lasciando libero accesso al pattern di luce polarizzata naturale. I differenti protocolli sono stati condotti su campioni di animali differenti.

La manipolazione del pattern di luce polarizzata è stata realizzata utilizzando una gabbia di esposizione (90×90×40 cm) priva di copertura, le cui pareti erano ognuna costituita da tre filtri sovrapposti. Partendo dal lato esterno erano collocati due filtri depolarizzanti posti uno a 45° rispetto all'altro (Poliestere, spessore 180 µm; Metalloy italiana Snc, VI) e un filtro polarizzante (TAC -TriAcetato di Cellulosa- spessore 0.8 mm; Intercast Europe SpA, PR) (Fig. 5.3). La parte superiore della gabbia veniva coperta durante l'esposizione con un quadrato di plexiglas bianco latte in modo da lasciar entrare soltanto luce diffusa priva di polarizzazione (Sandberg et al. 1988). La presenza dei filtri depolarizzanti sul lato esterno delle finestre della gabbia aveva la funzione di eliminare ogni polarizzazione della luce in ingresso così che la successiva polarizzazione ottenuta con il filtro polarizzante non riducesse eccessivamente l'intensità della luce. Ogni filtro polarizzante è composto da lamelle separate tra loro di una lunghezza proporzionale alla lunghezza d'onda della luce incidente; tali lamelle permettono il passaggio delle componenti della radiazione luminosa parallele al loro asse bloccando tutte le altre. In ogni coppia di finestre opposte i filtri avevano asse di polarizzazione disposto allo stesso modo: in particolare due finestre avevano asse di polarizzazione verticale e le rimanenti asse di polarizzazione orizzontale.

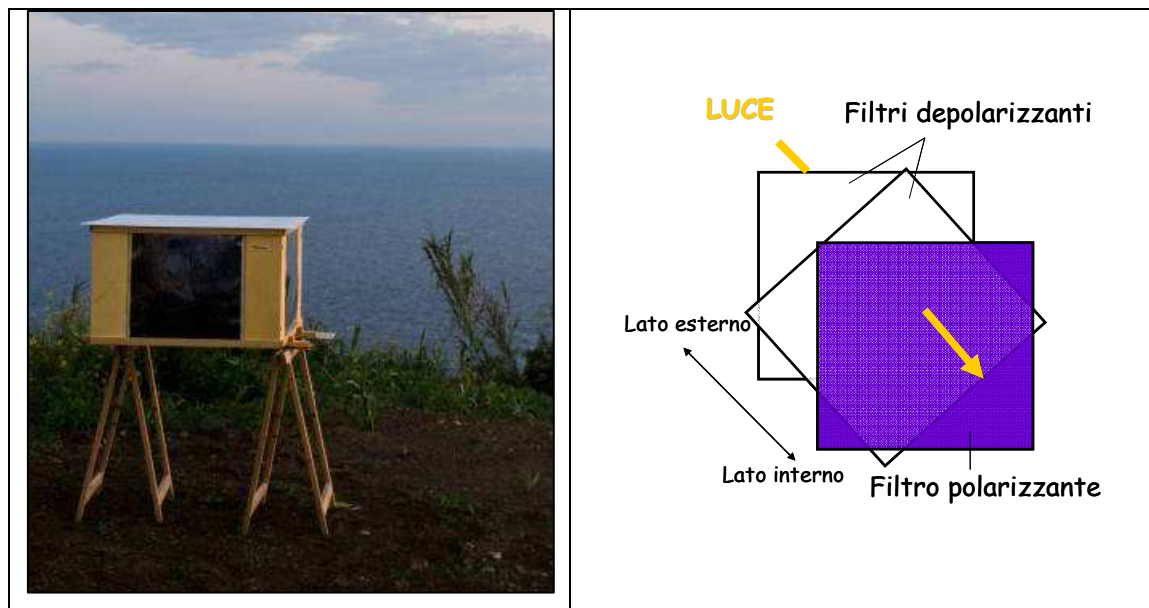


Fig. 5.3 Gabbia di esposizione utilizzata per manipolare il pattern di luce polarizzata e schema che riporta la disposizione dei filtri in ogni finestra

Questo permetteva, a seconda dell'orientamento dell'arena rispetto al Sole e alla banda di massima polarizzazione di ottenere esposizione a una situazione che simulava il pattern di polarizzazione naturale (CN) senza riuscire però a riprodurre l'esatta complessità, oppure ad una situazione in cui la banda di massima polarizzazione naturale non era visibile all'interno della gabbia e i filtri ne producevano una semplificata ruotata di 90° rispetto a quella naturale (SHIFT) (Fig. 5.4). Gli individui erano posti al centro della gabbia di esposizione in gabbie di legno suddivise ognuna in 4 settori di 20×20 cm; nel caso di esposizioni ripetute l'individuo veniva collocato ogni volta nella stessa stanza in modo da aver sempre accesso alla stessa parte di orizzonte. Le esposizioni iniziavano al massimo 20 minuti prima dell'ora dell'alba e duravano circa 40 minuti.

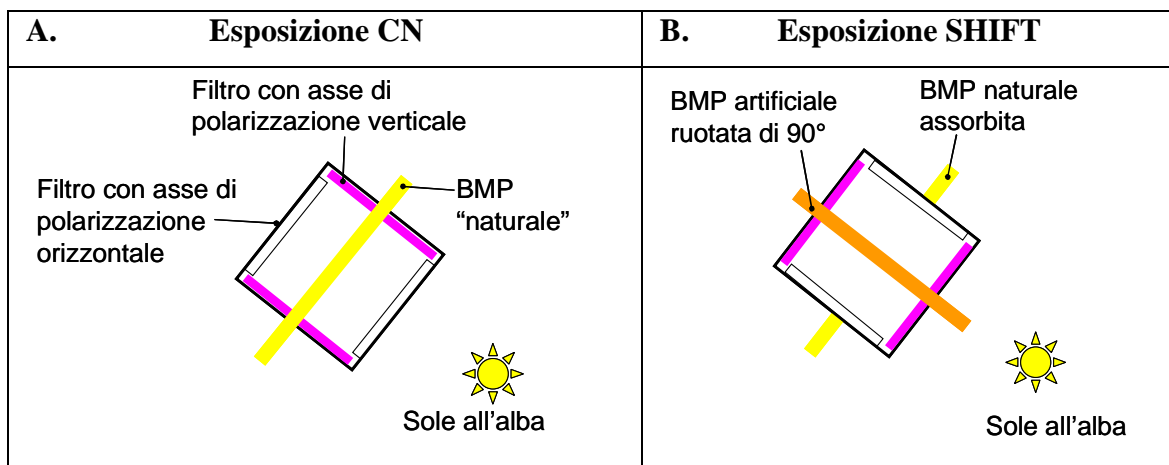


Fig. 5.4 Posizione dell'arena rispetto al Sole: **A.** esposizione a pattern di luce polarizzata che simula quello naturale (CN) in cui i filtri con asse di polarizzazione creano una banda in corrispondenza di quella di massima polarizzazione naturale; **B.** esposizione a pattern artificiale (SHIFT) in cui la banda di massima polarizzazione naturale è assorbita e i filtri con asse di polarizzazione verticale polarizzano la luce del Sole creando una nuova banda di massima polarizzazione ruotata di 90° rispetto alla naturale.

La manipolazione del campo magnetico è stata invece realizzata mediante bobine di Helmholtz (Wiltschko & Wiltschko 1995), costituite da materiale non magnetico e da un filo di rame avvolto in 100 spire ($d=63$ cm)

Al centro del sistema costituito da una coppia di bobine veniva posto un singolo individuo alloggiato in una gabbietta in legno con finestre in rete che permettevano un'ampia visibilità dei dintorni (Fig. 5.5).



Fig. 5.5 Gabbia di esposizione posta al centro di un sistema di bobine utilizzato per alterare il campo magnetico terrestre.

Le bobine sono state allineate in modo da generare un campo tale che sommandosi vettorialmente alla componente orizzontale del campo geomagnetico provocasse una rotazione di 90° in senso orario del nord magnetico (in est geografico) senza cambiamenti significativi di intensità o inclinazione del campo locale (Fig. 5.6). Per verificare il valore del campo magnetico risultante sono state effettuate misurazioni mediante un magnetometro “tipo fluxgate” (Applied Physics Systems, Mountain View, California).

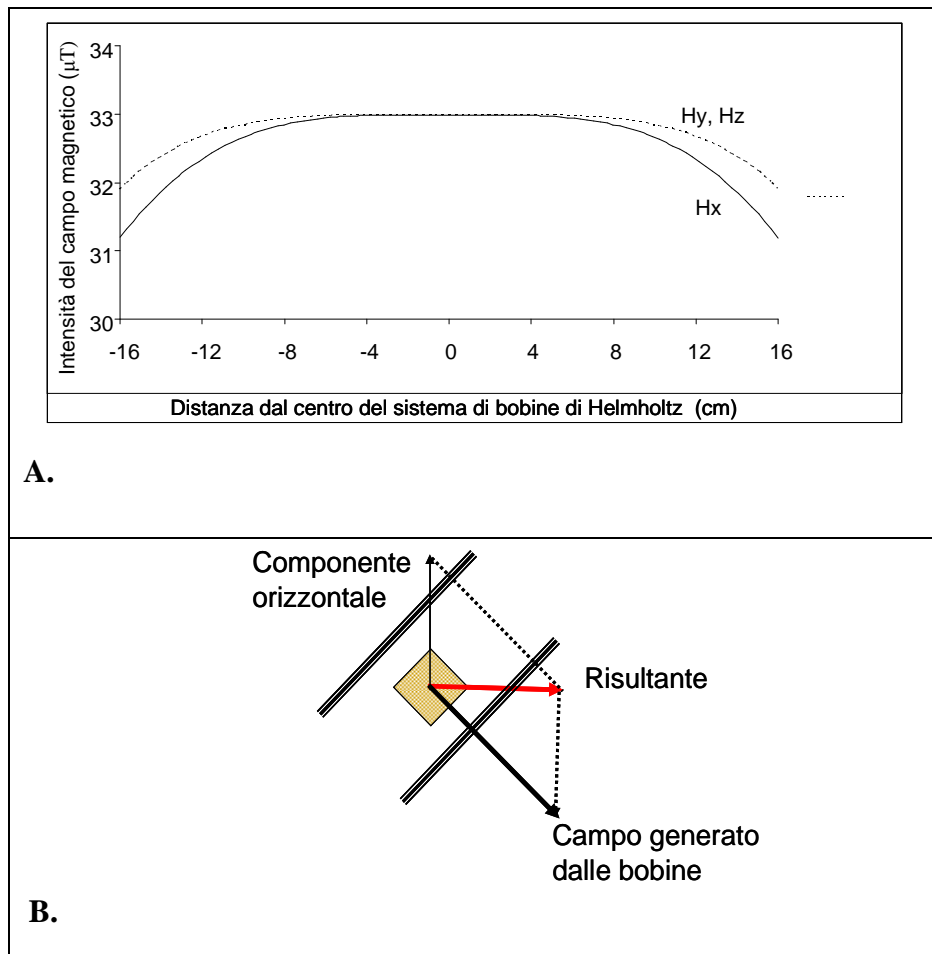


Fig. 5.6 A. Andamento del campo magnetico generato dalle bobine all'interno del sistema; **B.** il campo generato dalle bobine si somma vettorialmente con la componente orizzontale del campo magnetico naturale generando un vettore che ha la stessa intensità della componente orizzontale ma che è ruotata di 90° .

Durante l'esposizione che era realizzata a partire da 20 minuti prima dell'alba o del tramonto, e che durava circa 40 minuti, i soggetti sperimentali potevano percepire il campo magnetico così manipolato in concomitanza con il pattern di luce polarizzata naturale, ricevendo quindi due informazioni tra loro contrastanti.

I test di orientamento sono stati condotti in ogni protocollo utilizzando imbuto di Emlen modificati (Fig. 5.7), dotati di coperchi di plexiglas, costituiti dello stesso materiale utilizzato per coprire la gabbia di esposizione usata per manipolare la luce polarizzata (vedi sopra); questi coperchi lasciavano filtrare luce diffusa all'interno impedendo l'accesso a riferimenti visivi. L'interno degli imbuto è stato rivestito con carta pressosensibile (nel 2007: 130 g/m²; nel 2008: 40 g/m², 130 g/m²; BARBE' SPA, PV, Fig. 5.8), in grado di registrare attività e orientamento degli animali durante il test in termini di graffi, la cui concentrazione e distribuzione è stata studiata nell'analisi dell'orientamento.



Fig. 5.7 Imbuti di Emlen utilizzati durante i test di orientamento



Fig. 5.8 Cono di carta pressosensibile in cui sono evidenti i graffi lasciati dall'animale.

Il grado di attività degli animali all'interno degli imbuto di orientamento è stato valutato in termini di numero di graffi impressi sulla carta pressosensibile secondo la seguente scala di riferimento: graffi < 30, attività = 0 se ; graffi tra 31 e 100 = attività 1; = 2 se n° graffi tra 101 e 500; = 3 se n° graffi tra 501 e 2000; = 4 se n° graffi > 2000. La direzione modale di orientamento è stata determinata con il metodo della stima visiva, ripetuto da quattro lettori diversi, che hanno stimato con una precisione di 5° il settore del cono contenente il maggior numero di graffi (Cherry & Able 1986). Sono stati compresi nell'analisi solo prove in cui l'attività era > 0 e per le quali almeno tre letture risultavano coerenti, cioè diverse per meno di 30°. I dati sono stati analizzati con tecniche di statistica circolare mediante l'ausilio del software R (R Development Core Team, 2006). Le direzioni modali degli individui sono state utilizzate per la determinazione del vettore medio (Batschelet 1981); per verificare se le distribuzioni circolari differivano da una distribuzione circolare uniforme è stato utilizzato il test di Rayleigh, utilizzato (Batschelet 1981). Per confrontare il comportamento degli animali prima e dopo l'esposizione al conflitto, abbiamo analizzato la distribuzione circolare delle differenze mostrate dagli individui tra test 2 e test 1, mediante il test di Moore per dati appaiati (Moore 1980). Questa analisi è stata condotta anche su due sottogruppi ottenuti suddividendo il campione in base all'orientamento mostrato al test 1: sottogruppo *nord* = individui da subito orientati

in una direzione congrua con la stagione (-90° , $+90^\circ$]; sottogruppo *sud* = animali non correttamente orientati ($+90^\circ$, -90°]. Il comportamento di questi due sottogruppi è stato confrontato utilizzando: (1) la distribuzione delle differenze angolari tra le due prove (test di Moore per dati appaiati; Moore 1980); (2) lo scarto angolare, cioè la differenza in modulo degli orientamenti mostrati nei due test dallo stesso individuo (*t*-test di Welch; Batschelet 1981). Per evidenziare differenze nelle risposte degli animali *nord* rispetto ai *sud* è stato utilizzato il test di Mardia-Watson-Wheeler (Batschelet 1981). E' stata anche condotta un'analisi delle condizioni fisiche degli animali al test 1 per valutare se ad una risposta di orientamento coerente con le attese stagionali (animali *nord*) corrispondessero condizioni fisiche migliori al momento del test. A questo scopo si sono confrontate le distribuzioni degli animali dei due sottogruppi nelle diverse classi di grasso ed è stato fatto il test di Fisher raggruppando gli animali nelle categorie *magri* (grasso ≤ 2) e *grassi* (grasso > 2). Allo stesso scopo è stata anche condotta un'analisi della variazione di peso relativa tra il valore rilevato alla cattura e quello registrato prima del test 1, mediante *t*-test.

5.5 Singola esposizione a conflitto generato manipolando il pattern di luce polarizzata

5.5.1 Protocollo

Le balie nere sono state sottoposte nella primavera 2008 ad un primo test di orientamento al tramonto del giorno seguente la cattura per valutare l'orientamento individuale (test 1). All'alba del 3° giorno sono state esposte ad una situazione di conflitto tra l'informazione fornita dal campo magnetico naturale e quella visiva fornita da un pattern di luce polarizzata artificialmente shiftato di 90° . Al tramonto dello stesso giorno le balie sono state nuovamente saggiate (test 2) (Tabella 5.1).

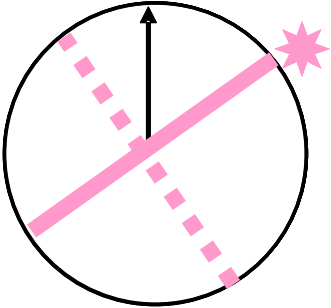
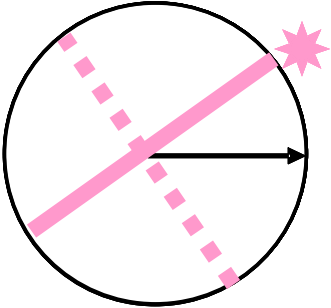
Tabella 5.1. Protocollo di esposizione e test di orientamento SHIFT= esposizione a conflitto tra campo magnetico naturale e pattern di polarizzazione shiftato di 90°

Giorno di cattività	1°	2°		3°	
Orario	Tram	Alba	Tram	Alba	Tram
Trattamento	-	-	test 1	SHIFT	test 2

5.5.2 Attese

Le risposte attese in seguito all’applicazione del trattamento sperimentale sono riassunte nella Tabella 5.2. Nel caso in cui le balie considerino il campo magnetico come riferimento dominante non dovrebbero mutare il proprio orientamento al test 2 in quanto non dovrebbero ricalibrare la bussola magnetica (Tabella 5.2, ipotesi 1).

Tabella 5.2 Risposte attese dagli esperimenti di conflitto; la terza colonna riporta l’orientamento atteso al 2° test per un ipotetico animale orientato a nord durante la prima prova sperimentale. Linee colorate=posizione dei piani di polarizzazione della luce ruotato all’alba (rosa) e naturale al tramonto (arancione); freccia nera: orientamento atteso al secondo test per un ipotetico animale orientato a nord al primo test sperimentale

<i>Ipotesi</i>	<i>Risposte attese</i>	<i>Orientamento al test 2</i>
<p>1.Gli animali non ricalibrano la bussola magnetica in base alle informazioni visive</p>	<p>La direzione scelta in test 1 e test 2 non varia in modo apprezzabile per animali già orientati nella direzione migratoria appropriata (attorno al nord); migliorano le prestazioni degli animali inattivi e non orientati correttamente.</p>	<p>mN</p> 
<p>2.Gli animali utilizzano i riferimenti in modo indipendente, in particolare l’ultimo riferimento visivo a cui hanno avuto accesso prima del test, e ricalibrano su di esso la bussola magnetica</p>	<p>Rotazione di 90° rispetto alla direzione del test 1 (ipotizzando sia corretta cioè circa nord) e orientamento bimodale lungo l’asse $(\alpha-90^\circ)/(\alpha+90^\circ)$</p>	<p>mN</p> 

Se invece la luce polarizzata costituisce il riferimento primario, gli individui esposti a informazioni bussolari solari e magnetiche incoerenti dovrebbero ricalibrare la bussola magnetica identificando come nuovo nord magnetico quello indicato dalla luce polarizzata; in questo caso gli animali dovrebbero mostrare al test 2 un orientamento ruotato di 90° rispetto a quello espresso al test 1. L'orientamento complessivo del gruppo al test 2 in questo caso dovrebbe essere bimodale in quanto la luce polarizzata secondo l'ipotesi di (Muheim et al 2006a) potrebbe fornire un'informazione di natura assiale (Tabella 5.2, ipotesi 2).

5.5.3 Risultati

Le balie saggiate si sono mostrate quasi tutte attive (n° graffi >30) in entrambi i test (Tabella 5.3)

Tabella 5.3 Numero di individui saggiati, attivi e orientati (vedi Metodologie generali)

test	Individui saggiati	Individui attivi	Individui orientati
1	47	42	39
2	47	45	38

Sebbene i singoli individui abbiano mostrato preferenze direzionali evidenti, il gruppo complessivo costituito dagli animali orientati in entrambi i test non ha mostrato una preferenza direzionale omogenea statisticamente significativa né al test 1 ($n=33$, $\alpha=325^\circ$, $r=0.147$, $p>0.05$, test di Rayleigh; Fig. 5.9° cerchi pieni) né al test 2 ($n=33$, $\alpha=70^\circ$, $r=0.153$, $p>0.05$, test di Rayleigh; Fig. 5.9b cerchi pieni).

Per valutare se in seguito all'esposizione gli animali avessero ricalibrato la bussola magnetica su quella solare e modificato di conseguenza il loro orientamento è stata analizzata la distribuzione circolare delle differenze tra l'orientamento espresso al test 2 e al test 1 dagli individui orientati in entrambe le prove ($n=33$). Questa distribuzione è risultata statisticamente orientata ($\alpha=358^\circ$, $r=0.338$, $p<0.05$; test di Rayleigh; Fig. 5.10), ma non si registrano differenze significative nelle preferenze

direzionali degli individui nei due test ($r_m=0.654$, $p>0.05$; test di Moore per dati appaiati).

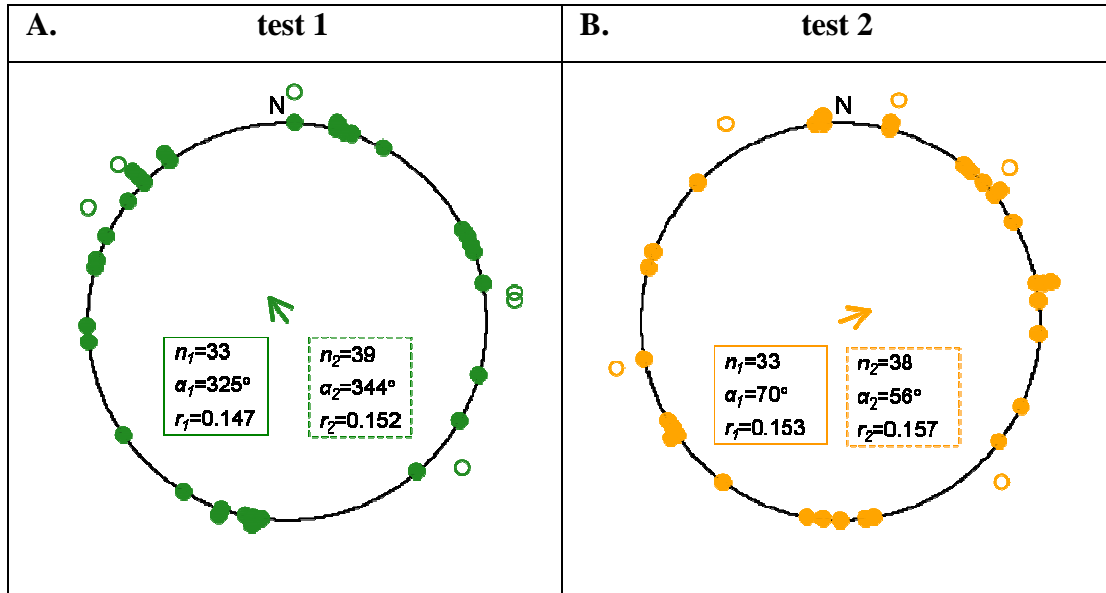


Fig 5.9 Diagrammi circolari che mostrano la distribuzione delle direzioni scelte dalle balie nere nei due test. **A.** test di orientamento antecedente all' esposizione (test 1); **B.** test di orientamento successivo all'esposizione (test 2). Cerchi pieni: animali orientati in entrambi i test; cerchi vuoti: animali orientati solo al test considerato. La direzione media del campione di balie (α) è rappresentata dalla freccia (vettore medio) interna a ciascun diagramma la cui lunghezza indica la concentrazione degli animali attorno alla direzione media, in rapporto al raggio del cerchio che è unitario. n_1 , α_1 e r_1 : statistiche relative al gruppo orientato in entrambi i test; n_2 , α_2 e r_2 : statistiche relative al gruppo orientato solo nel test considerato. Significatività statistica: * <0.05 ; ** <0.01 ; *** <0.001 , test di Rayleigh.

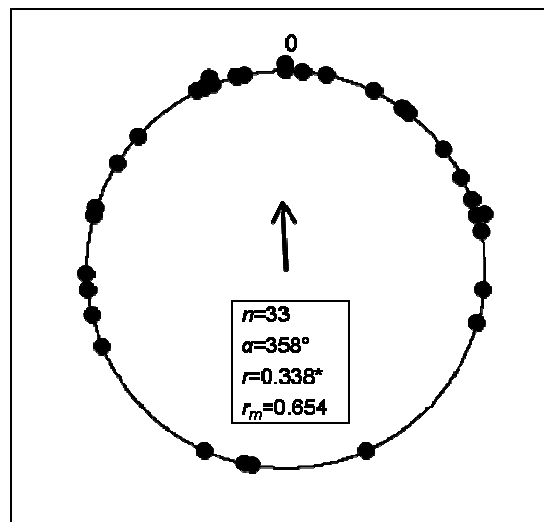


Fig. 5.10 Differenza tra test 2 e test 1 per il campione complessivo costituito da balie orientate in entrambi i test. I cerchi neri indicano la differenza angolare tra test 2 e test 1 per ogni individuo. α =direzione media; r =lunghezza del vettore medio; r_m =vettore di Moore. Significatività: * <0.05 ; ** <0.01 ; *** <0.001 .

La stessa analisi delle differenze tra test 2 e test 1 è stata condotta suddividendo gli animali in sottogruppo *nord* e sottogruppo *sud* in base all'orientamento mostrato al test 1 (vedi paragrafo 5.4 Metodologie generali).

Gli animali *nord* hanno mostrato un comportamento omogeneo nel passaggio tra test 1 e test 2 ($n=20$, $\alpha=352^\circ$, $r=0.377$, $p=0.05$, test di Rayleigh; Fig 5.11, cerchi rossi) senza differenze significative nelle scelte direzionali delle due prove ($r_m=0.782$, $p>0.05$, test di Moore per dati appaiati), mentre gli animali *sud* hanno risposto in modo variabile al conflitto ($n=13$, $\alpha=9^\circ$, $r=0.285$, $p>0.05$, test di Rayleigh; Fig. 5.11, cerchi blu).

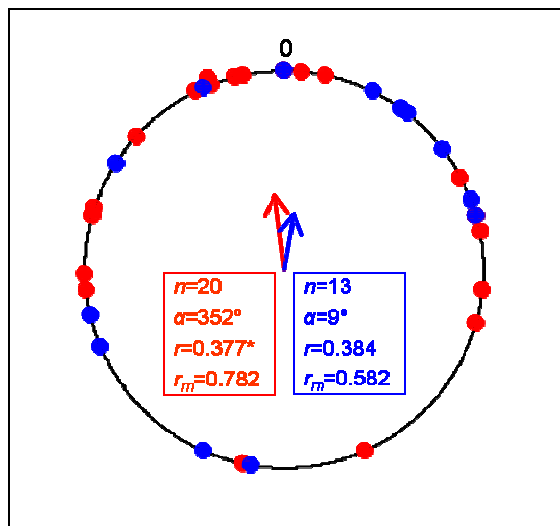


Fig. 5.11 Differenza tra test 2 e test 1 per il *nord* (cerchi rossi) e per il *sud* (cerchi blu). Vedi Fig. 5.10 per la descrizione del diagramma utilizzato.

Il confronto tra la distribuzione delle differenze dei due sottogruppi non ha evidenziato un diverso comportamento degli animali *nord* e *sud* ($W_{13,20}=5.15$, $p>0.05$; test Mardia-Watson-Wheeler). Anche il confronto degli scarti angolari tra test 2 e test 1 per i due sottogruppi non ha evidenziato differenze statisticamente significative ($t_{24,6}=-0.5$, $p>0.05$, t -test di Welch; Fig.5.12).

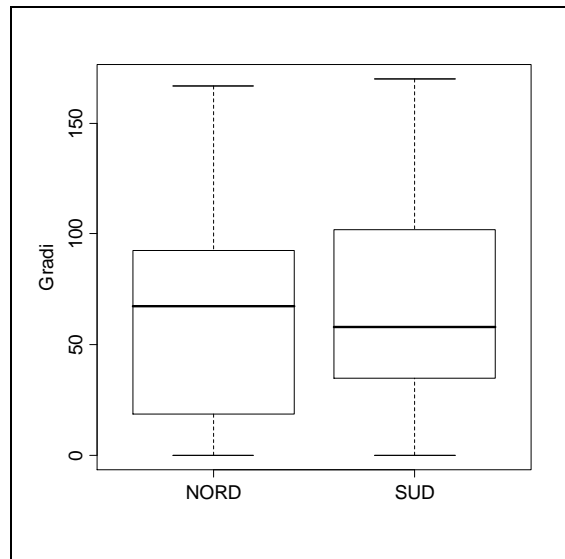


Fig. 5.12 Scarto angolare tra test 2 e test 1 per i sottogruppi *nord* e *sud*.

L'analisi delle condizioni fisiche degli animali al test 1, condotta per evidenziare una relazione tra orientamento e riserve energetiche degli individui, non ha evidenziato differenze rilevanti tra distribuzioni degli animali dei due sottogruppi nelle diverse classi di grasso (Fig. 5.13) e il test Esatto di Fisher condotto sulle categorie *magri* e *grassi*, (rispettivamente $\text{grasso} \leq e > 2$), non ha evidenziato differenze statisticamente significative ($p > 0.05$).

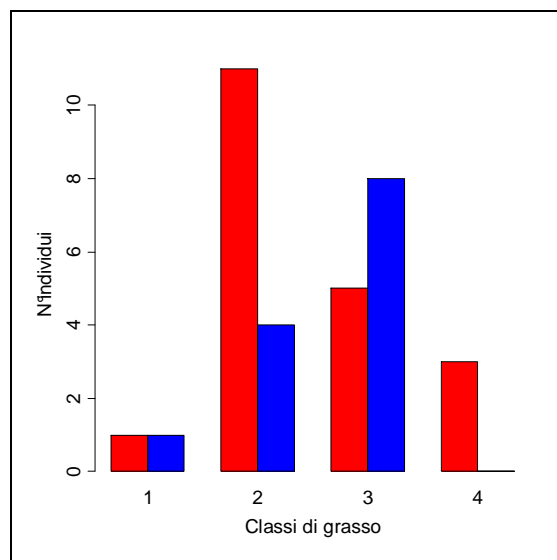


Fig. 5.13 Distribuzione degli animali *nord* e *sud* nelle diverse classi di grasso

Anche l'analisi della variazione di peso tra cattura e rilievo prima del test 1 (Fig. 5.14) non ha messo in evidenza differenze statisticamente significative tra i due sottogruppi ($t_{28,71}=-0.898$, $p>0.05$, t -test)

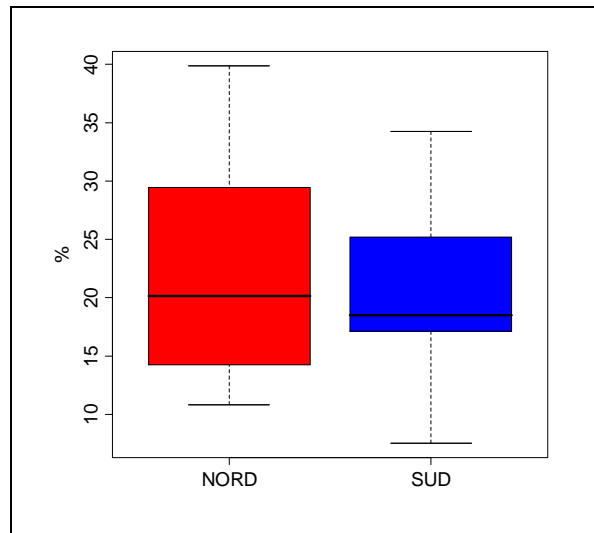


Fig. 5.14 Variazione di peso relativa ((peso test 1-peso alla cattura)/ peso alla cattura) nei sottogruppi *nord* e *sud*.

5.5.4 Discussione

Sebbene i singoli individui fossero significativamente orientati, non è stato possibile evidenziare un orientamento significativo del gruppo nè al test 1 nè al test 2. Per spiegare questo risultato si può ipotizzare un effetto delle condizioni fisiche sulla motivazione a migrare (Sandberg 2003). Infatti al momento della cattura il gruppo complessivamente mostrava condizioni fisiche non ottimali, come evidenziato dall'analisi riportata nel paragrafo 5.3 relativa agli animali catturati e saggati nel 2008. Questo elemento può aver senza dubbio aumentato la variabilità individuale degli animali, insieme anche allo stress subito in seguito alla cattura, alle procedure di inanellamento e all'inserimento in gabbia. Infatti dato che gli animali sono stati saggati per la prima volta il giorno successivo alla cattura, il tempo che è intercorso

tra inizio della cattività e il test 1 è stato piuttosto ridotto. Anche la durata del protocollo completo, di soli 3 giorni, costituisce probabilmente un periodo troppo breve per ottenere buone prestazioni in test di orientamento in individui già debilitati (Muheim et al. 1999).

Tuttavia essendo la maggior parte degli individui orientata in entrambi i test è stato possibile analizzare la differenza individuale tra test 2 e test 1. In base ai risultati ottenuti il campione sottoposto a situazione di conflitto non ha mostrato di ricalibrare la bussola magnetica in base al pattern artificiale di luce polarizzata. Infatti l'analisi delle differenze ha mostrato una tendenza significativa e omogenea degli animali a mantenere anche durante la seconda prova un orientamento simile a quello mostrato nella prima (Fig. 5.10). La stessa analisi condotta suddividendo il campione in animali *nord* e *sud* in base all'orientamento al test 1 (vedi paragrafo 5.4 Metodologie generali) conferma il risultato ottenuto sul campione complessivo. Infatti entrambi i sottogruppi non mostrano alcun cambiamento di direzione che possa far ipotizzare una ricalibrazione della bussola magnetica, anche se gli animali *sud* mostrano una risposta meno omogenea, che però non dipende da differenze nelle condizioni fisiche. I risultati ottenuti si discostano da quanto visto in alcuni esperimenti da Muheim et al. (Muheim et al. 2006b, 2007) che ha ottenuto una rotazione degli animali al secondo test coerente con l'ipotesi di una ricalibrazione della bussola magnetica sul riferimento della luce polarizzata, anche se le metodologie applicate e l'apparato sperimentale usati sono analoghi. Pertanto i nostri risultati non confermano l'ipotesi, proposta in una recente revisione (Muheim et al. 2006a), che la luce polarizzata sia un riferimento dominante su cui viene ricalibrata la bussola magnetica quando durante il conflitto la zona attorno all'orizzonte è visibile. Tale ipotesi non è confermata nemmeno da parte della letteratura precedente (Wiltschko & Wiltschko 1975; Wiltschko et al. 1998b, 1999, 2001; Sandberg et al. 2000, 2002) che sostiene la dominanza della bussola magnetica sugli altri riferimenti disponibili durante il periodo migratorio ed è al centro di un acceso dibattito (Muheim et al. 2008; Wiltschko et al. 2008a, 2008b). Per spiegare l'eterogeneità dei risultati ottenuti ad oggi in esperimenti di conflitto si possono fare diverse ipotesi. La variabilità nei risultati potrebbe dipendere dall'utilizzo di soggetti sperimentali appartenenti a specie diverse, che potrebbero avere strategie differenti nelle gerarchie dei sistemi

bussolari. Anche l'esperienza potrebbe giocare un ruolo sulla scelta del riferimento dominante insieme al momento del ciclo migratorio in cui viene effettuato l'esperimento, in quanto le strategie attuate durante la migrazione prenuziale, alla cui base c'è una forte motivazione riproduttiva, potrebbero differire da quelle messe in atto durante la migrazione postnuziale. Una differenza importante tra l'esperimento descritto in questa tesi e quelli condotti da Muheim et al. (Muheim et al. 2006b, 2007) riguarda il protocollo sperimentale. Mentre negli esperimenti riportati in questa tesi gli animali sono stati saggiati una sola volta prima dell'esposizione al conflitto e la direzione mostrata è stata utilizzata come direzione iniziale di riferimento indipendentemente da quale fosse, Muheim et al. hanno saggiato ripetutamente (fino a 4 volte) gli individui che non mostravano una direzione iniziale coerente con quella attesa per la stagione, applicando quindi un filtro ai dati sperimentali.

Infine non si può escludere che l'apparato sperimentale utilizzato influenzi la risposta degli individui in quanto i filtri, pur essendo in grado di dare una certa polarizzazione alla luce in ingresso, certamente non possono ricreare il complesso pattern di polarizzazione del cielo.

5.6 Esposizioni ripetute a conflitto generato manipolando il pattern di luce polarizzata

In un recente lavoro di Muheim et al. (Muheim et al. 2006b) viene proposta l'ipotesi che gli animali, oltre ad utilizzare la luce polarizzata come riferimento dominante in caso di conflitto, siano in grado di utilizzare le informazioni fornite dalla banda di massima polarizzazione all'alba e al tramonto, osservate dallo stesso sito per ricavare un riferimento di nord geografico. Per verificare anche questa ipotesi un gruppo di animali è stato saggiato con un protocollo che prevedeva esposizioni sia all'alba sia al tramonto; inoltre tali esposizioni erano ripetute per tre giorni, in modo da verificare se gli animali avessero bisogno di osservare più volte il conflitto per ricalibrare la bussola magnetica.

5.6.1 Protocollo sperimentale

Le balie catturate nella primavera 2007 sono state mantenute in cattività per 5 giorni e sottoposte ad un protocollo che prevedeva esposizioni ripetute al pattern di luce polarizzata naturale o artificiale in campo magnetico naturale (Tabella 5.4). In particolare al tramonto del giorno della cattura e all'alba del giorno seguente le balie sono state esposte ad un pattern di polarizzazione della luce concordante con quello naturale, creato disponendo la gabbia di esposizione in modo che i filtri simulassero la banda di massima polarizzazione naturale (Esposizione CN, Fig. 5.8a). Al tramonto del 2° giorno di cattività al posto dell'esposizione è stato eseguito il primo test di orientamento (test 1). A partire dal 3° giorno di cattività gli animali sono stati esposti all'alba ad un pattern di polarizzazione artificiale shiftato di 90° ottenuto orientando verso il Sole le finestre della gabbia con asse di polarizzazione verticale e schermato con le altre la banda di massima polarizzazione naturale (Esposizione SHIFT, Fig. 5.8b); al tramonto sono stati sempre esposti al pattern naturale di polarizzazione, tranne il 5° giorno di cattività, quando è stato eseguito il secondo test di orientamento (test 2).

Tabella 5.4. Protocollo di esposizione e test di orientamento; CN = Pattern di polarizzazione naturale, SHIFT = Pattern di polarizzazione shiftato di 90°

Giorno di cattività	1°	2°		3°		4°		5°	
Orario	<i>Tram</i>	<i>Alba</i>	<i>Tram</i>	<i>Alba</i>	<i>Tram</i>	<i>Alba</i>	<i>Tram</i>	<i>Alba</i>	<i>Tram</i>
Trattamento	CN	CN	test 1	SHIFT	CN	SHIFT	CN	SHIFT	test 2

5.6.2 Attese

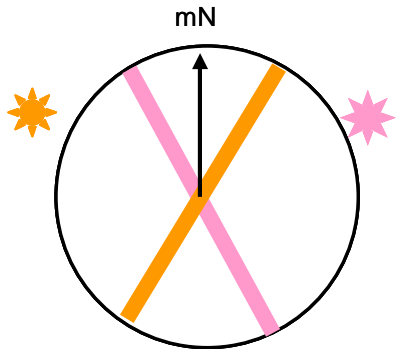
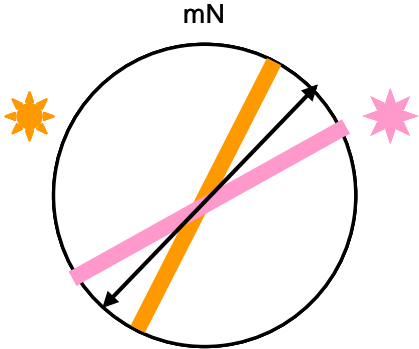
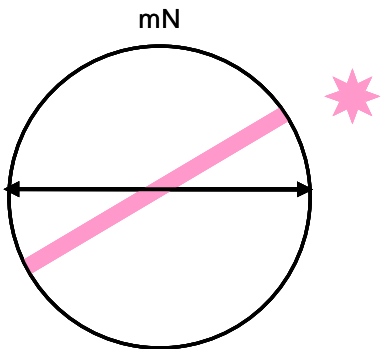
Le balie in seguito alle esposizioni al conflitto tra informazioni magnetiche e visive, come nel caso dell'esposizione singola, potrebbero aver o meno ricalibrato la propria bussola magnetica sui nuovi riferimenti di luce polarizzata (Tabella 5.5). In caso di

mancata ricalibrazione della bussola magnetica è plausibile che animali già orientati al test 1 nella direzione migratoria appropriata per la stagione abbiano continuato a farlo anche al test 2 ed eventualmente che animali inattivi o disorientati al test 1 abbiano migliorato al test 2 le loro prestazioni (Tabella 5.5, attesa 1). Se invece gli animali hanno ricalibrato la loro bussola magnetica durante il conflitto, lo shift di 90° del piano di polarizzazione all'alba dovrebbe essersi tradotto in un cambiamento di direzione dal test 1 al test 2 per ogni individuo. In particolare le risposte possibili, dipendenti dalla strategia utilizzata per interpretare le informazioni direzionale ottenute dal pattern di luce polarizzata, potrebbero essere:

- un orientamento bimodale lungo un asse ruotato di 45° rispetto alla direzione iniziale α (orientamento al test 1), se gli animali hanno integrato le informazioni dei due pattern di polarizzazione osservati, cioè quello shiftato all'alba e quello naturale al tramonto (Tabella 5.5, attesa 2.a).
- un orientamento bimodale lungo un asse ruotato di 90° rispetto alla direzione iniziale α , se gli animali hanno usato come riferimento solo il pattern di polarizzazione ruotato all'alba, ultimo riferimento disponibile prima del test 2 (Tabella 5.5, attesa 2.b).

In caso di ricalibrazione della bussola magnetica, le attese prevedono sempre una risposta assiale poiché l'informazione fornita dalla luce polarizzata da sola non permette agli animali di distinguere il nord dal sud, ma soltanto di individuare la direzione dell'asse nord-sud.

Tabella 5.5 Risposte attese dagli esperimenti di conflitto su balie nere e ipotesi correlate. Per la legenda dei diagrammi utilizzati vedi Tabella 5.2

<i>Ipotesi</i>	<i>Risposte attese</i>	
1. Gli animali non ricalibrano la bussola magnetica in base alle informazioni visive	La direzione scelta in primo e secondo test non varia in modo apprezzabile per animali già orientati nella direzione migratoria appropriata; migliorano le prestazioni degli animali inattivi e non orientati correttamente.	
2. Gli animali integrano le informazioni dell'alba con quelle del tramonto e ricalibrano la bussola magnetica	a. Rotazione di 45° in senso orario rispetto alla direzione del 1° test e orientamento bimodale lungo l'asse $(\alpha+45^\circ)/(\alpha+45^\circ+180^\circ)$	
3. Gli animali utilizzano i riferimenti in modo indipendente, in particolare l'ultimo a cui hanno avuto accesso prima del test, e ricalibrano su di esso la bussola magnetica	Rotazione di 90° rispetto alla direzione del 1° test e orientamento bimodale lungo l'asse $(\alpha-90^\circ)/(\alpha+90^\circ)$	

5.6.3 Risultati

Al primo test di orientamento tutti i 44 animali saggiati sono risultati attivi e per 31 di questi è stato possibile determinare una preferenza direzionale univoca (Tabella 5.6); il campione costituito dagli animali orientati in entrambe le prove ha mostrato un orientamento statisticamente significativo verso nord-est ($n=28$, $\alpha=68^\circ$, $r=0.374$, $p<0.05$, test di Rayleigh; Fig. 5.15a). Durante il secondo test gli animali si sono

orientati in modo ancora più omogeneo verso nord ($n=28$, $\alpha=347^\circ$, $r=0.474$, $p<0.05$, test di Rayleigh; Fig. 5.15b).

Tabella 5.6 Quota di individui saggiati, attivi (n° graffi >30) e orientati cioè con preferenza direzionale definita ai due test (4 letture della moda differenti al massimo di 30° , vedi Metodologie generali)

Test	n° individui saggiati	n° individui attivi	n° individui orientati
1	44	44	31
2	44	42	32

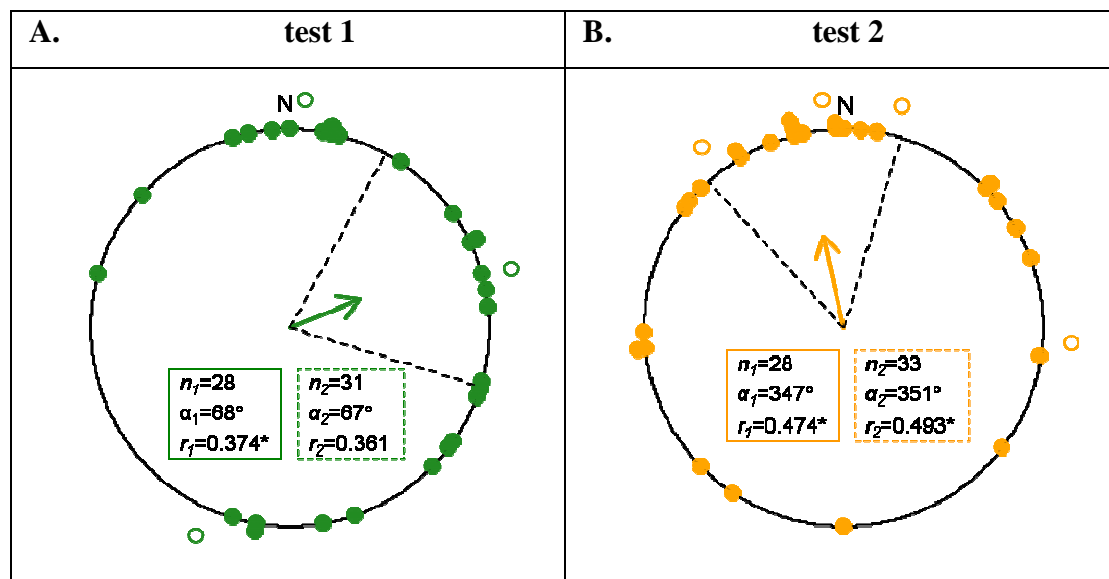


Fig. 5.15 Diagrammi circolari di orientamento che mostrano la distribuzione delle direzioni scelte dalle balie nere durante i test in imbuto di Emlen; **A.** test di orientamento antecedente alle esposizioni (test 1); **B.** test di orientamento al termine delle esposizioni (test 2). Vedi Fig. 5.9 per la descrizione dei diagrammi utilizzati.

Per confrontare le scelte direzionali individuali prima e dopo l'esposizione è stata analizzata la distribuzione circolare delle differenze tra l'orientamento espresso al test 2 e al test 1 dagli animali orientati in entrambe le prove ($n=28$) (Fig. 5.16). La distribuzione ottenuta presenta un elevato livello di dispersione e non si rileva una tendenza omogenea del gruppo ($\alpha=288^\circ$, $r=0.132$, $p>0.05$, test di Rayleigh). L'analisi delle differenze condotta suddividendo il campione complessivo in animali *nord* e *sud*, in base all'orientamento al test 1 (vedi 5.4 Metodologie generali), ha messo in luce un comportamento differente dei due sottogruppi. Infatti gli animali *nord* in modo omogeneo non hanno mostrato differenze significative nell'orientamento dei due test ($n=17$, $\alpha=325^\circ$, $r=0.456$, $p<0.05$, test di Rayleigh; $r_m=0.714$, $p>0.05$, test di Moore per dati appaiati; Fig. 5.17, cerchi rossi), mentre il gruppo *sud* ha modificato il proprio

orientamento di 170° al test 2 ($n=11$, $\alpha=170^\circ$, $r=0.480$, $p>0.05$, test di Rayleigh, Fig. 5.17, cerchi blu) mostrando una differenza significativa tra i due test ($r_m=1.473$, $p<0.001$, test di Moore per dati appaiati). Il confronto tra le distribuzioni dei due sottogruppi ($W: 9.667$, $p<0.01$, test di Mardia -Watson-Wheeler) e le distanze angolari tra gli orientamenti espressi nei due test ($t=3.743$, $p=0.001$, t -test, Fig. 18) confermano una differenza di comportamento significativa nella risposta degli animali *nord* e *sud*.

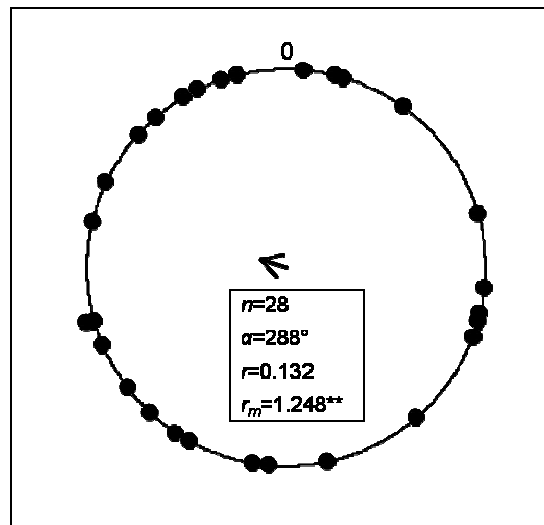


Fig. 5.16 Differenza tra test 2 e test 1 per il campione complessivo. Vedi Fig. 5.10 per la descrizione del diagramma utilizzato.

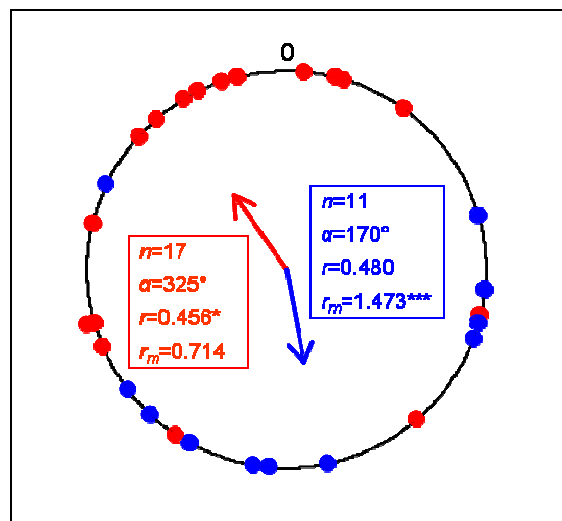


Fig. 5.17 Differenza tra test 2 e test 1 per il sottogruppo *nord* (cerchi rossi) e per il *sud* (cerchi blu). Vedi Fig. 10 per la descrizione del diagramma utilizzato.

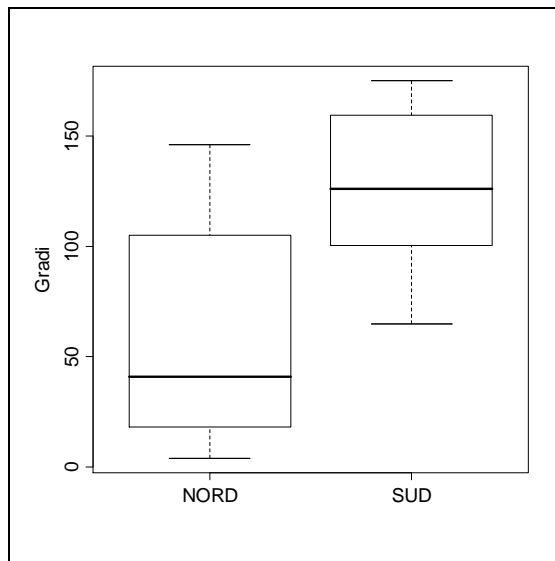


Fig. 5.18 Boxplot che riporta lo scarto angolare medio tra test 2 e test 1 nei sottogruppi *nord* e *sud*.

L'analisi delle condizioni fisiche degli animali in base ai rilievi effettuati prima del test 1 non ha evidenziato le differenze tra le distribuzioni degli individui dei due sottogruppi nelle diverse classi di grasso (Fig. 5.19); nemmeno il test Esatto di Fisher ($p > 0.05$) condotto sulle categorie *magri* e *grassi* (grasso ≤ 2 e > 2) nè l'analisi della variazione di peso tra cattura e rilievo prima del test 1 (Fig. 5.20) hanno rilevato differenze statisticamente significative tra i due sottogruppi ($t = -0.628$, $p = 0.536$, t -test)

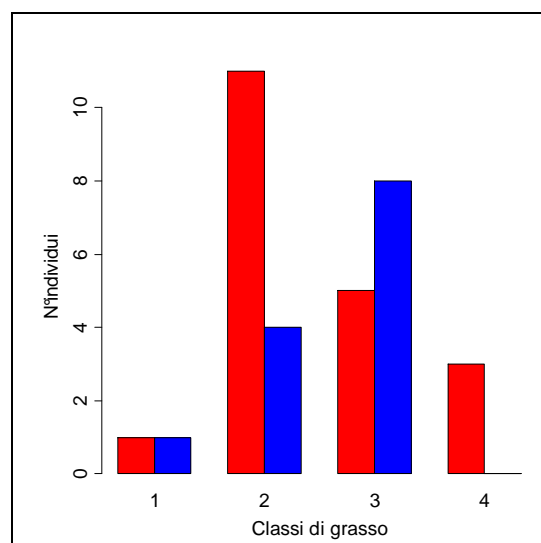


Fig. 5.19 Distribuzione degli animali dei sottogruppi *nord* (colonne rosse) e *sud* (colonne blu) nelle classi di grasso

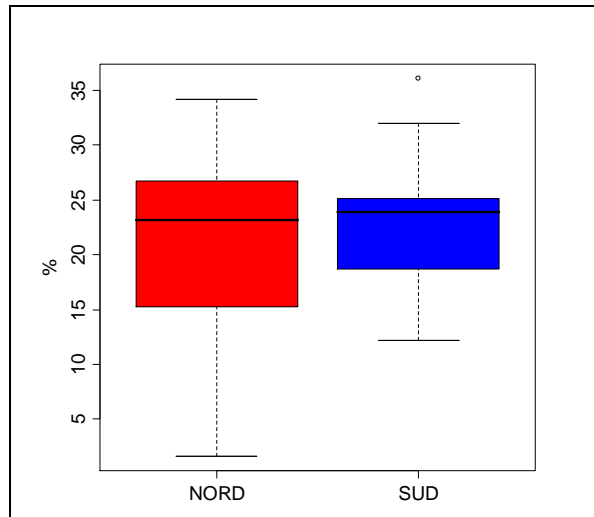


Fig. 5.20 Variazione di peso relativa ((peso test 1- peso alla cattura)/ peso alla cattura) nei sottogruppi *nord* e *sud*.

5.6.4 Discussione

In questo caso il gruppo complessivo catturato nel 2007 ha mostrato un orientamento significativo sia al test 1 sia al test 2. Sebbene i singoli individui siano significativamente orientati, non è stato possibile evidenziare per il gruppo complessivo un orientamento omogeneo nè al test 1 nè al test 2; probabilmente in questo caso gli individui in media hanno risposto meglio alla manipolazione sperimentale in quanto l'hanno sperimentata alcune volte prima di essere saggiati nel test 1 (vedi 5.5.1 Protocollo).

Anche in questo caso gli animali non hanno mostrato ricalibrazione della bussola magnetica in seguito all'esposizione al conflitto, contrariamente a quello ottenuto in alcuni recenti studi (Muheim et al. 2006b, 2007). Sebbene il campione complessivo presenti un'elevata disomogeneità nella risposta che rende difficile rilevare una tendenza significativa per il gruppo, l'analisi delle differenze condotta sui

sottogruppi *nord* e *sud* mostra che gli individui non hanno ricalibrato la bussola magnetica (Fig. 5.17). Per gli animali *nord*, infatti, tale analisi ha evidenziato in modo omogeneo un sostanziale mantenimento della direzione scelta al test 1 anche al test 2. Il sottogruppo *sud* ha invece mostrato tra i due test un cambiamento direzionale statisticamente significativo di 170 che però non è ascrivibile ad un effetto del trattamento perché non risponde alle attese (Tabella 5.5): in caso di ricalibrazione della bussola magnetica ci si poteva infatti aspettare uno shift di 45° se gli animali avessero usato come riferimento la luce polarizzata all'alba e al tramonto integrando le due informazioni, oppure uno shift di 90° se si fossero basati soltanto sull'ultimo riferimento disponibile prima del test (cioè nel nostro caso l'alba ruotata). Il confronto tra le distribuzioni delle differenze e degli scarti angolari conferma che esiste una differenza statisticamente significativa nel comportamento dei due sottogruppi. Per spiegare il differente comportamento dei sottogruppi *nord* e *sud* possono essere fatte diverse ipotesi: in primo luogo si poteva pensare che gli animali *nord* fossero gli individui in condizioni fisiche migliori e pertanto più motivati a migrare. Questa prima ipotesi non è stata confermata dall'analisi delle condizioni fisiche degli animali che non ha mostrato differenze significative nelle condizioni fisiche dei due sottogruppi (vedi Figg. 5.19 e 5.20). E' possibile quindi ipotizzare che esistano differenze individuali nella motivazione a migrare che potrebbero dipendere per esempio da una diversa risposta individuale alla cattività. Alla luce di questa ipotesi gli individui classificati come *nord*, cioè che già al test 1 hanno mostrato un orientamento coerente con la stagione potrebbero essere animali da subito motivati a migrare e che hanno risentito in misura minima dello stress conseguente a cattura e vita in cattività. Gli individui *sud* invece potrebbero essere animali che non sono motivati a migrare al momento del test 1 e che necessitano di più tempo per abituarsi alla manipolazione sperimentale ed orientarsi correttamente. Questa ipotesi è sostenuta dal fatto che al test 2 la maggior parte degli animali *sud* modifica il proprio orientamento assumendo una direzionalità coerente con la stagione. Dato che il 2° test è stato effettuato al 5° giorno di cattività (Tabella 5.4) questo protocollo, più prolungato rispetto a quello con singola esposizione (5 giorni vs 3, confronta paragrafo 5.5) potrebbe aver permesso anche agli animali *sud* di abituarsi alla cattività. Infatti questa correzione dell'orientamento degli animali *sud* al test 2 non si

è verificata negli esperimenti precedentemente esposti (paragrafo 5.5) dove gli individui *sud* al secondo test mostravano una risposta variabile (Fig. 5.11). In ogni caso anche i risultati di questo esperimento non sono in linea con l'ipotesi proposta da Muheim et al. (Muheim et al. 2006b, 2007) e avvalorano l'ipotesi della dominanza della bussola magnetica sui riferimenti di luce polarizzata durante la migrazione. Per le possibili spiegazioni di questa discrepanza di risultati si rimanda al sottoparagrafo 5.5.4. La mancanza di ricalibrazione della bussola magnetica non ci ha permesso di verificare se gli animali utilizzano la banda di massima polarizzazione all'alba e al tramonto per ricavare, attraverso un processo di integrazione, una direzione di nord assoluto (Muheim 2006b).

5.7 Singola esposizione a conflitto generato manipolando il campo magnetico con bobine di Helmholtz

Per valutare se il sistema di filtri utilizzato ha influenzato in modo significativo la risposta degli animali, sono stati condotti anche esperimenti in cui il conflitto era realizzato alterando il campo magnetico e lasciando disponibile il pattern naturale di polarizzazione. Negli esperimenti finora esposti (paragrafo 5.5, 5.6) gli animali sono stati esposti al conflitto sempre all'alba; per verificare se la mancata ricalibrazione osservata nei nostri risultati è dovuta a questa limitazione oppure se la ricalibrazione della bussola magnetica viene effettuata basandosi sia sul pattern di polarizzazione all'alba sia su quello al tramonto, come mostrano i risultati di un recente esperimento (Muheim et al 2006b), in questo protocollo gli animali sono stati suddivisi in due gruppi sperimentali: una parte è stata esposta a conflitto al tramonto (gruppo *tramonto*) e l'altra all'alba (gruppo *alba*).

5.7.1 Protocollo

Questi esperimenti sono stati condotti durante la primavera 2008. Per gli animali del gruppo *tramonto* il protocollo della durata di 4 giorni prevedeva, come negli esperimenti già descritti, un primo test di orientamento al tramonto del giorno seguente la cattura per valutare l'orientamento individuale (test 1). Al tramonto del 3° giorno di cattività la balie sono state esposte ad una situazione di conflitto tra l'informazione fornita dal pattern di luce polarizzata naturale e un campo magnetico artificialmente alterato in modo che il nord magnetico corrispondesse all'est geografico (vedi paragrafo 5.4 Metodologie generali). Al tramonto del 4° giorno gli animali sono stati nuovamente saggati (test 2) per valutare se e come il loro orientamento si fosse modificato rispetto a quello mostrato prima dell'esposizione (Tabella 5.7).

Tabella 5.7. Protocollo a cui è stato sottoposto il gruppo *tramonto*. SHIFT = esposizione a conflitto tra campo magnetico shiftato di 90° CW (nord spostato in est) e pattern naturale di luce polarizzata

Giorno di cattività	1°		2°		3°		4
Orario	<i>Tram</i>	<i>Alba</i>	<i>Tram</i>	<i>Alba</i>	<i>Tram</i>	<i>Alba</i>	<i>Tram</i>
Trattamento	-	-	test 1	-	SHIFT	-	test 2

Per gli animali del gruppo *alba* il protocollo era più breve (3 giorni) e prevedeva al tramonto del giorno dopo la cattura un primo test di orientamento per valutare l'orientamento individuale (test 1); inoltre, all'alba del 3° giorno di cattività, prevedeva l'esposizione al conflitto tra informazione fornita dal pattern naturale di luce polarizzata e informazione magnetica artificiale ottenuta ruotando di 90° in senso orario il nord magnetico. Infine al tramonto dello stesso giorno le balie sono state nuovamente sottoposte ad un test di orientamento (test 2) per valutare eventuali effetti dell'esposizione al conflitto sulle scelte direzionali individuali (Tabella 5.8). L'esposizione al conflitto è stata realizzata nella stessa area, già utilizzata per gli esperimenti precedentemente descritti (vedi 5.4 Metodologie generali), a partire da 20 minuti prima dell'alba. Il campo magnetico, manipolato mediante bobine di Helmholtz (vedi 5.4 Metodologie generali), durante il conflitto veniva percepito dalle

balie che potevano contemporaneamente vedere la banda di massima polarizzazione naturale al sorgere del Sole.

Tabella 5.8 Protocollo di esposizione a cui è stato sottoposto il gruppo *alba* . SHIFT= esposizione a conflitto all'alba tra campo magnetico shiftato di 90° CW (nord spostato in est) e pattern naturale di luce polarizzata

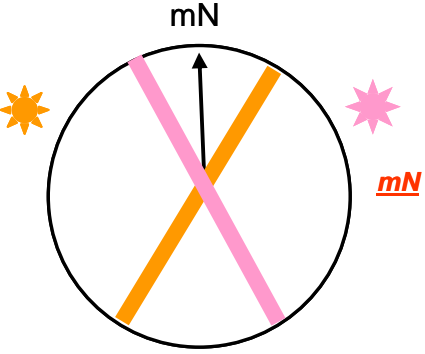
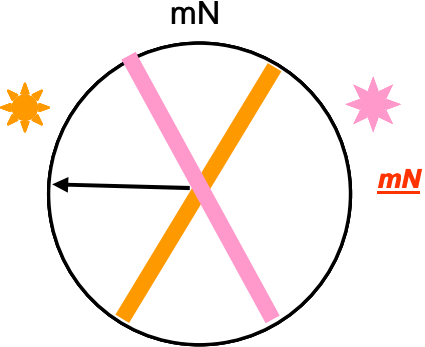
Giorno di cattività	1°		2°		3°	
Orario	<i>Tram</i>	<i>Alba</i>	<i>Tram</i>	<i>Alba</i>	<i>Tram</i>	
Trattamento	-	-	test 1	SHIFT	test 2	

5.7.2 *Attese*

Le risposte attese in seguito all'applicazione del trattamento sperimentale sono riassunte nella Tabella 5.9. Se non è avvenuta alcuna ricalibrazione della bussola magnetica durante l'esposizione al conflitto le balie non dovrebbero aver modificato il loro orientamento in seguito all'esposizione al conflitto.

Invece, nel caso si sia verificata ricalibrazione della bussola magnetica, al test 2 gli animali dovrebbero mostrare uno shift di 90° in senso antiorario rispetto al test 1: infatti avendo a disposizione durante i test di orientamento soltanto il campo magnetico, in caso di ricalibrazione il “nuovo nord” andrebbe a coincidere con l'ovest magnetico (vedi Tabella 5.9 punto 2). Un animale che abbia ricalibrato la bussola magnetica durante l'esposizione dovrebbe pertanto mostrare una differenza di circa 90° tra test 2 e test 1.

Tabella 5.9 Risposte attese dagli esperimenti di conflitto su balie nere e ipotesi correlate. Per la legenda dei diagrammi utilizzati vedi Tabella 5.2. mN=nord magnetico ruotato durante il conflitto; mN= nord magnetico durante il test

<i>Ipotesi</i>	<i>Risposte attese</i>	<i>Orientamento al test 2</i>
<p>1. Gli animali non ricalibrano la bussola magnetica in base alle informazioni visive.</p>	<p>La direzione scelta in test 1 e test 2 non varia in modo apprezzabile per animali già orientati nella direzione migratoria appropriata per la stagione; migliorano le prestazioni degli animali poco attivi e non orientati correttamente.</p>	
<p>2. Gli animali ricalibrano la bussola magnetica. Associazione delle caratteristiche del nord magnetico (mN) con l'est geografico,(gE).</p>	<p>Rotazione di 90° in senso antiorario rispetto alla direzione del test 1</p>	

5.7.3 Risultati

Gruppo tramonto

Le balie saggiate in seguito ad esposizione al tramonto(n=41) si sono mostrate quasi tutte attive (n° graffi >30) in entrambi i test (Tabella 5.10)

Tabella 5.10 N°di individui del gruppo *tramonto* saggiati, attivi (n° graffi >30) e orientati cioè con preferenza direzionale definita ai due test (4 letture della moda differenti al massimo di 30°, vedi Metodologie generali)

test	n° individui saggiati	n° individui attivi	n° individui orientati
1	41	40	35
2	41	39	36

Gli animali orientati al test 1 hanno mostrato direzionalità assiale statisticamente significativa ($n=35$, $\alpha=74^\circ$ - 254° , $r=0.433$, $p=0.001$, test di Rayleigh; Fig. 5.21a). Al test 2 il campione ha manifestato una preferenza direzionale significativa verso nord-est ($n=36$, $\alpha=46^\circ$, $r=0.294$, $p=0.043$, test di Rayleigh; Fig. 5.21b).

L'analisi della distribuzione circolare delle differenze tra l'orientamento espresso al test 2 e test 1 dagli individui orientati in entrambe le prove non mostra un comportamento omogeneo del gruppo nella risposta al conflitto ($n=35$, $\alpha=304^\circ$, $r=0.144$, $p>0.05$; test di Rayleigh; Fig. 5.22). La stessa analisi delle differenze è stata condotta sui sottogruppi *nord* e *sud* definiti in base all'orientamento mostrato al test 1 (vedi 5.4 Metodologie generali).

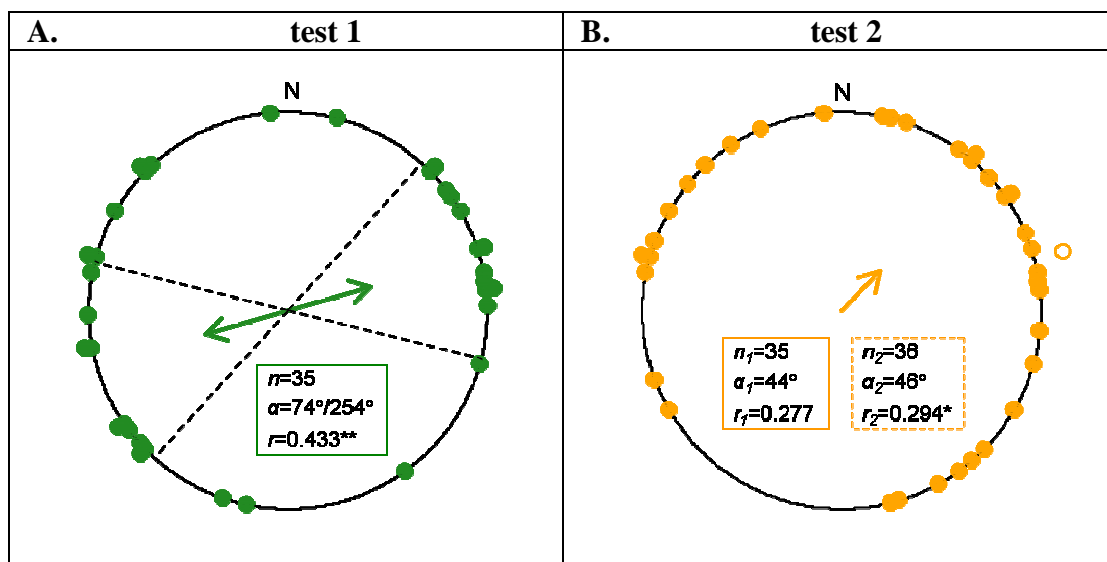


Fig. 5.21 Diagrammi circolari che mostrano la distribuzione delle direzioni scelte dalle balie nere del gruppo *tramonto* durante i due test. **A.** test di orientamento antecedente all'esposizione (test 1); **B.** test di orientamento successivo all'esposizione (test 2). Vedi Fig. 5.9 per la descrizione dei diagrammi utilizzati.

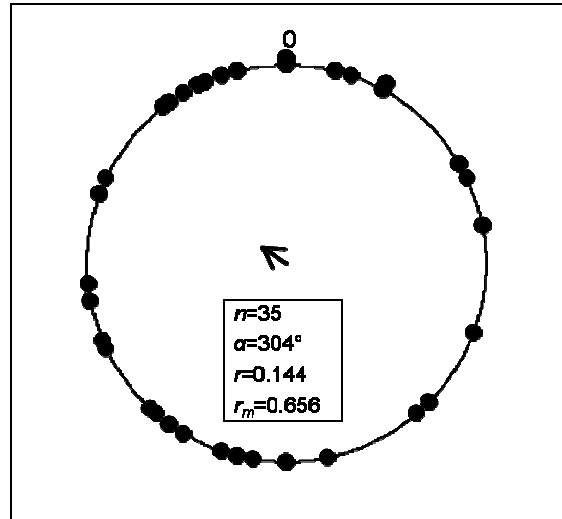


Fig. 5.22 Differenza tra test 2 e test 1 per il campione complessivo costituito da balie del gruppo *tramonto* orientate in entrambi i test. Vedi Fig. 5.10 per la descrizione del diagramma utilizzato.

Gli animali *nord* ($n=22$) hanno mostrato in modo omogeneo un comportamento simile al test 2 e al test 1 ($\alpha=-13^\circ$, $r=0.379$, $p=0.041$, test di Rayleigh; $r_m=0.685$, $p>0.05$, test di Moore per dati appaiati; Fig. 5.23 cerchi rossi). Invece gli animali *sud* ($n=13$) al test 2 hanno mostrato una rotazione di 204° tra i due test ($\alpha=204^\circ$, $r=0.448$, $p=0.071$, test di Rayleigh; Fig. 5.23 cerchi blu) evidenziando un comportamento differente nelle due prove ($r_m=1.469$, $p<0.001$, test di Moore).

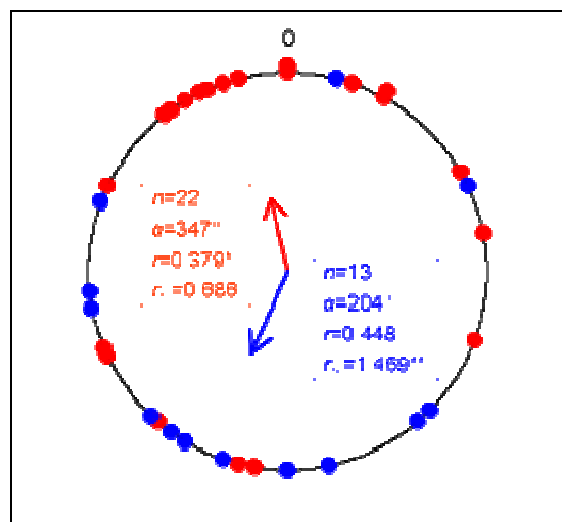


Fig. 5.23 Differenza tra test 2 e test 1 per il sottogruppo *nord* (cerchi rossi) e per il *sud* (cerchi blu) del gruppo *tramonto*. Vedi Fig. 5.10 per la descrizione del diagramma utilizzato.

Anche il confronto degli scarti angolari dei due sottogruppi ($t_{27.23}=-3.321$, $p<0.01$, t -test di Welch, Fig. 5.24) e delle due distribuzioni delle differenze ($W=7.836$, $p=0.02$, test di Mardia-Watson-Wheeler) hanno evidenziato una differenza di comportamento degli animali *nord* e *sud*.

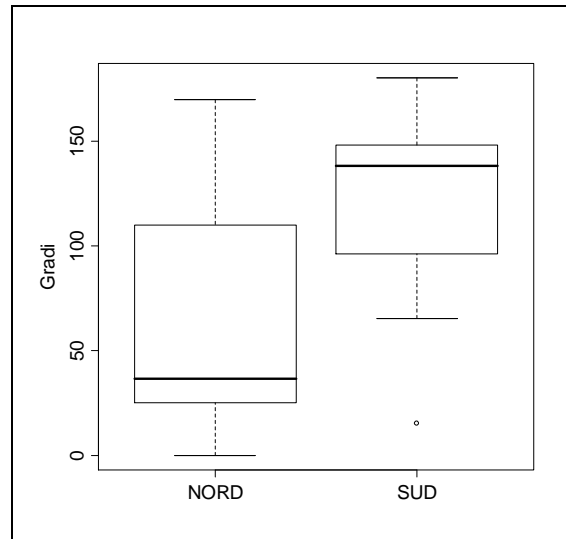


Fig. 5.24 Scarto angolare tra test 2 e test 1 per i sottogruppi *nord* e *sud* del gruppo *tramonto*.

L'analisi delle condizioni fisiche condotta in base ai rilievi di grasso non ha evidenziato differenze significative nei due sottogruppi che risultano distribuiti nelle diverse classi di grasso in modo simile (Fig. 5.25); lo stesso risultato si è ottenuto con il test Esatto di Fisher ($p>0.05$) condotto suddividendo ulteriormente gli animali in *magri* e *grassi* (rispettivamente grasso \leq e > 2). Infine anche l'analisi della variazione di peso relativa tra cattura e test 1 (Fig. 5.26) non ha mostrato differenze per le balie *nord* e *sud* ($t_{31.88} = -0.48$, $p>0.05$, t -test di Welch).

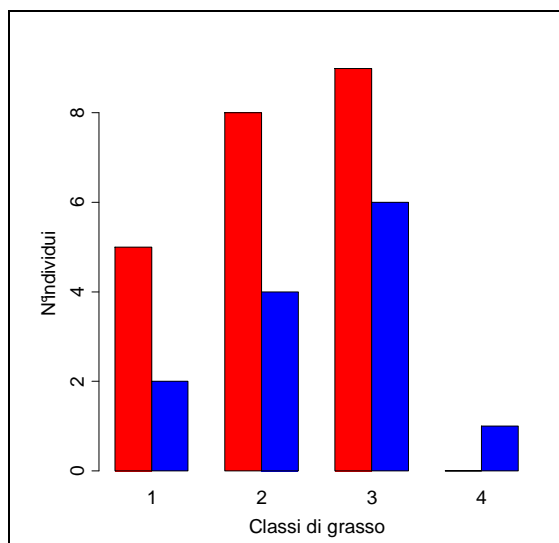


Fig. 5.25 Distribuzione degli individui *nord* e *sud* del gruppo *tramonto* nelle diverse classi di grasso (Kaiser 1993).

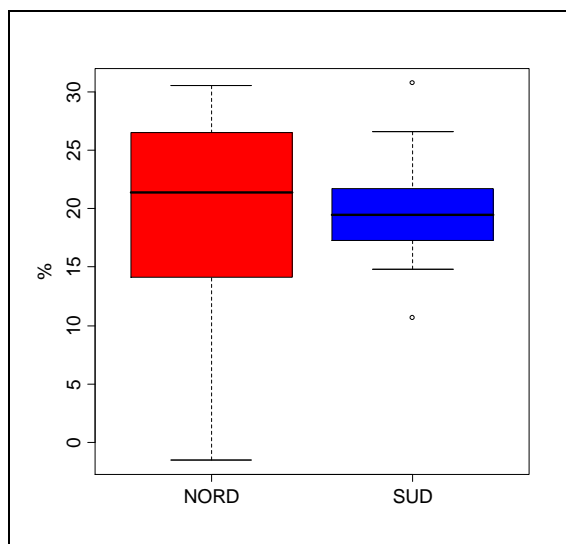


Fig. 5.26 Variazione di peso relativa ((peso test 1 - peso alla cattura) / peso alla cattura) nei sottogruppi *nord* e *sud* del gruppo *tramonto*.

Gruppo alba

Tutte le balie saggiate in seguito ad esposizione al conflitto all'alba ($n=24$) si sono mostrate attive e in entrambi i test; per 22 animali è stato possibile determinare una preferenza direzionale sia al test 1 sia al test 2 (Tabella 5.11).

Tabella 5.11 N° di individui del sottogruppo *alba* saggiati, attivi (n° graffi >30) e orientati cioè con preferenza direzionale definita ai due test (4 letture della moda differenti al massimo di 30°, vedi Metodologie generali)

test	n° individui saggiati	n° individui attivi	n° individui orientati
1	24	24	22
2	24	24	22

In nessuno dei due test però il gruppo ha mostrato un orientamento medio statisticamente significativo (test 1: $n=22$, $\alpha=233^\circ$, $r=0.106$, $p>0.05$; test 2: $\alpha=13^\circ$, $r=0.235$, $p>0.05$, test di Rayleigh; Fig. 5.27).

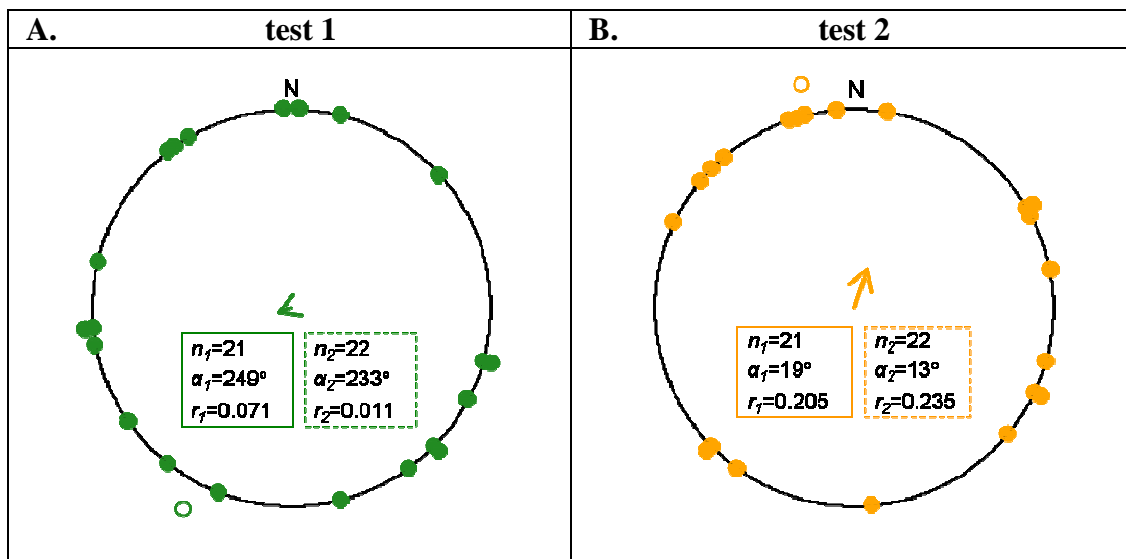


Fig. 5.27. Diagrammi circolari che mostrano la distribuzione delle direzioni scelte dalle balie nere del gruppo *alba* durante i due test. **A** test di orientamento antecedente all'esposizione (test 1); **B**. test di orientamento successivo all'esposizione (test 2). Vedi Fig. 5.9 per la descrizione dei diagrammi utilizzati.

L'analisi della distribuzione circolare delle differenze tra l'orientamento espresso al test 2 e test 1 dagli individui orientati in entrambe le prove ($n=21$) è risultata statisticamente orientata evidenziando un comportamento degli animali non differente nei due test ($\alpha=353^\circ$, $r=0.388$, $p<0.05$; test di Rayleigh; $r_m=0.781$, $p>0.05$; test di Moore per dati appaiati; Fig. 5.28).

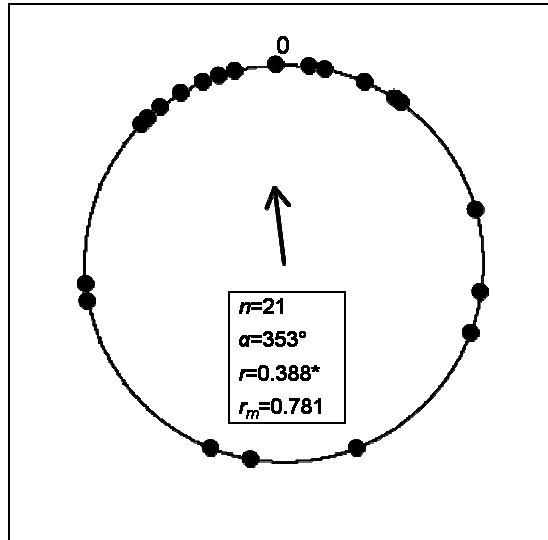


Fig. 5.28 Differenza tra test 2 e test 1 per il campione complessivo costituito da balie del gruppo *alba* orientate in entrambi i test. Vedi Fig. 10 per la descrizione del diagramma utilizzato.

La stessa analisi delle differenze tra test 2 e test sui sottogruppi *nord* e *sud* (per la definizione vedi 5.4 Metodologie generali), non ha evidenziato per gli animali *nord* una risposta statisticamente significativa ($\alpha=334^\circ$, $r=0.309$, $p>0.05$; test di Rayleigh; Fig. 5.29 cerchi rossi) probabilmente a causa dell'esiguità del campione ($n=8$).

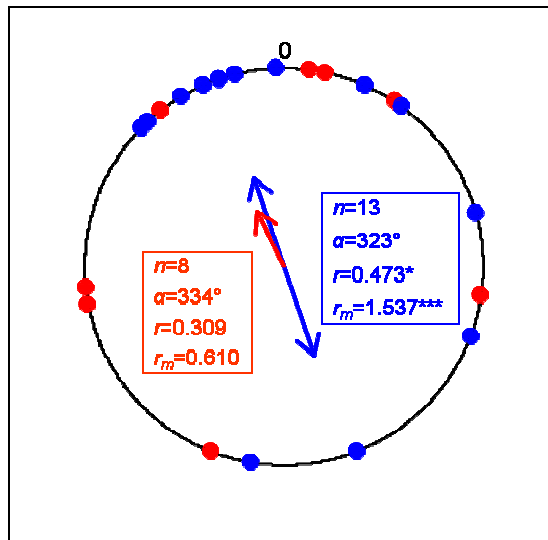


Fig. 5.29 Differenza tra test 2 e test 1 per il sottogruppo sperimentale *nord* (cerchi rossi) e per il *sud* (cerchi blu) del gruppo *alba*. Vedi Fig. 5.10 per la descrizione del diagramma utilizzato.

Per gli animali *sud* è stato possibile rilevare una differenza tra le scelte compiute nei due test ($r_m=1.537$, $p<0.001$; test di Moore per dati appaiati), sebbene esista una certa variabilità di risposta ($\alpha=161^\circ$ - 341° , $r=0.473$, $p=0.05$; test di Rayleigh; Fig. 5.29 cerchi blu).

Il confronto degli scarti angolari (Fig. 5.30) non ha evidenziato una differenza di comportamento dei due sottogruppi *nord* e *sud* ($t_{15.38}=0.423$, $p>0.05$, t -test di Welch) ma visto che questa procedura non considera la bimodalità del sottogruppo *sud* questo risultato non è indicativo. Anche il confronto tra le due distribuzioni effettuato con il test di Mardia non evidenzia differenze significative ($W=0.391$, $p>0.05$, test di Mardia-Watson-Wheeler) probabilmente a causa dell'esiguità del campione.

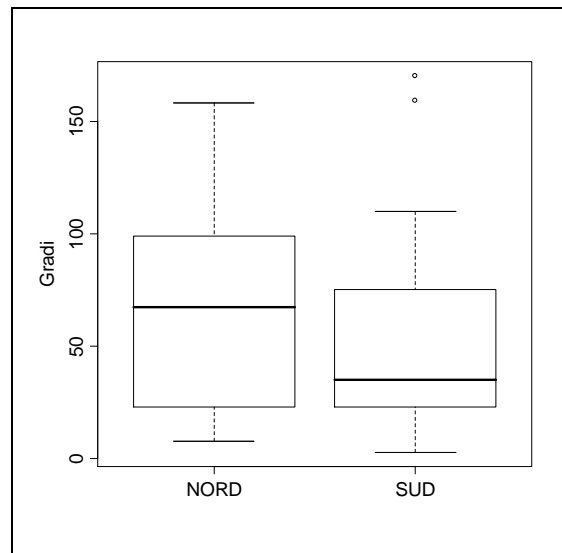


Fig. 5.30 Scarto angolare tra test 2 e test 1 per i sottogruppi *nord* e *sud* del gruppo *alba*.

Come negli esperimenti precedentemente descritti, neppure in questo caso l'analisi delle condizioni fisiche ha mostrato differenze iniziali nei due sottogruppi (Fig. 5.31). Nessuna differenza tra sottogruppo *nord* e *sud* è stata rilevata neppure dal test Esatto di Fisher ($p>0.05$) condotto suddividendo ulteriormente gli animali nelle due categorie *magri* e *grassi* (rispettivamente $\text{grasso} \leq e > 2$) nè dall'analisi della variazione di peso relativa tra cattura e test 1 ($t_{15.96}=-0.499$, $p>0.05$, t test di Welch, Fig. 5.32).

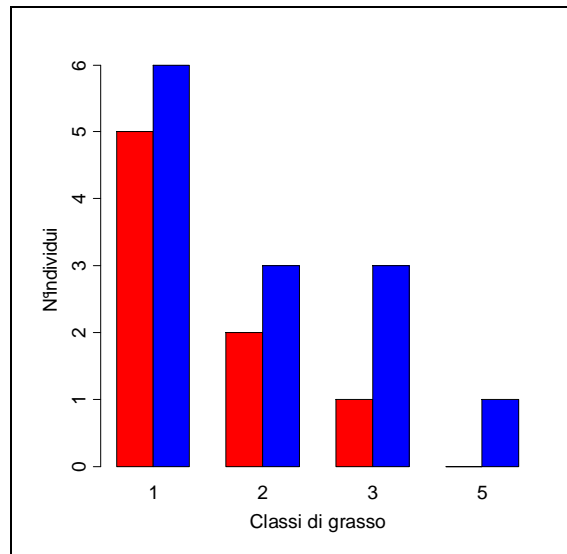


Fig. 5.31 Distribuzione degli individui *nord* e *sud* del gruppo *alba* nelle diverse classi di grasso (Kaiser 1993).

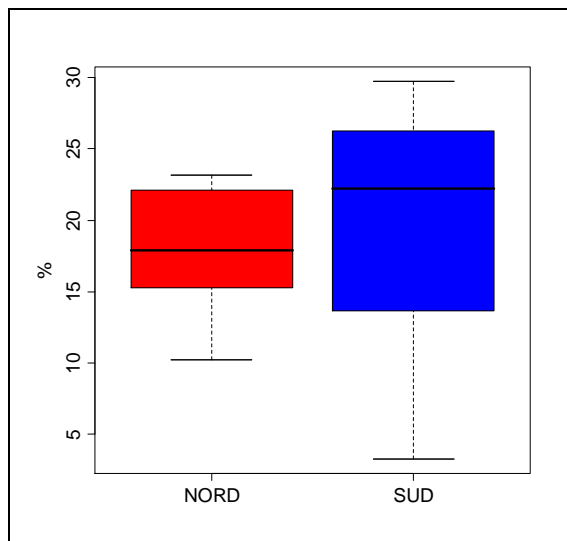


Fig. 5.32 Variazione di peso relativa ((peso test 1-peso alla cattura)/ peso alla cattura) nei sottogruppi *nord* e *sud* del gruppo *alba*.

5.7.4 Discussione

Per il gruppo *tramonto* l'analisi delle differenze condotta sul gruppo ha evidenziato una risposta variabile degli animali al trattamento; la stessa analisi condotta separatamente sugli animali *nord* e *sud* ha mostrato una risposta differente dei due sottogruppi. Il sottogruppo *nord*, che già alla prima prova ha mostrato un orientamento coerente con la stagione, lo ha mantenuto anche al test 2, senza mostrare alcuna ricalibrazione della bussola magnetica. Il sottogruppo *sud*, che al test 1 non si orientava in modo coerente con le attese stagionali, ha mostrato al test 2 una rotazione di 204°. Tale rotazione non è in linea con gli shift attesi in caso di ricalibrazione (vedi Tabella 5.9); pertanto in nessun caso si è osservata ricalibrazione della bussola magnetica sul pattern di luce polarizzata diversamente da quanto ottenuto da Muheim et al. (2006b, 2007).

Anche per quanto riguarda il gruppo *alba* l'analisi delle differenze condotta sul gruppo non ha mostrato alcuna ricalibrazione della bussola magnetica. La stessa analisi condotta sui sottogruppi *nord* e *sud* ha evidenziato una risposta significativa solo per gli animali *sud*. Infatti probabilmente il gruppo *nord* è troppo ridotto ($n=8$) per mostrare una tendenza significativa. Gli animali *sud* sembrano rispondere in modo non omogeneo al trattamento, come emerge dall'assialità espressa nella distribuzione delle differenze (Fig. 5.29). L'orientamento bimodale ottenuto nella distribuzione delle differenze relativa agli animali *sud* indica probabilmente che all'interno del sottogruppo qualche animale ha modificato al test 2 il proprio orientamento assumendo una direzionalità settentrionale propria della stagione di migrazione; anche se alcuni individui hanno continuato ad orientarsi come al test 1. Esaminando i risultati alla luce dell'ipotesi precedentemente esposta (vedi Discussione 5.6 e 5.7), una differente motivazione a migrare manifestata dagli individui potrebbe spiegare il comportamento degli animali *sud* sia del gruppo *tramonto* sia del gruppo *alba*. Gli animali *sud*, cioè quegli individui che al test 1 hanno mostrato un orientamento non atteso per la stagione, potrebbero non essere motivati a migrare al momento del test. Infatti la direzione esibita potrebbe essere una direzione fissa che gli animali manifestano non avendo ancora pienamente superato lo stress derivante dalla cattura e dalla vita in cattività. Questi animali,

diversamente dai *nord* che da subito hanno mostrato un orientamento migratorio diretto coerentemente con la stagione potrebbero aver bisogno di trascorrere alcuni giorni in gabbia per abituarsi alla manipolazione sperimentale ed esibire un orientamento nella direzione di migrazione. Pertanto la rotazione mostrata dagli animali *sud* esposti al conflitto al tramonto potrebbe essere dovuta ad un miglioramento delle loro prestazioni di orientamento al test 2, in accordo con quanto osservato anche per gli animali *sud* esposti ripetutamente a conflitto generato manipolando la luce polarizzata (vedi 5.6.3). Anche la bimodalità mostrata dagli animali *sud* esposti al conflitto all'alba (vedi Fig. 5.32) potrebbe essere spiegata alla luce di tale ipotesi. Infatti tale risultato potrebbe indicare che solo una minima parte degli animali *sud* è riuscita a correggere il proprio orientamento, mentre la maggior parte del gruppo ha continuato ad orientarsi in modo non atteso. Questa parziale correzione potrebbe dipendere dalla minor durata del protocollo (3 vs 4 giorni) rispetto a quello previsto per l'esposizione al tramonto (vedi 5.6.1 Protocollo sperimentale). Gli animali *sud* del gruppo *alba*, pertanto potrebbero non riuscire tutti a correggere il proprio orientamento, diversamente dagli individui *sud* del gruppo *tramonto* che correggono in modo omogeneo. In ogni caso nessuno dei due sottogruppi esposti ad entrambi i protocolli ha mostrato uno shift corrispondente a quello atteso in caso di ricalibrazione della bussola magnetica (90° circa) ed è quindi lecito affermare che gli animali non hanno ricalibrato la bussola magnetica durante l'esposizione al conflitto.

Complessivamente anche questi risultati si discostano da quelli ottenuti da Muheim et al. (Muheim et al. 2006b; 2007); in questo caso il protocollo applicato differisce da quello riportato nei lavori citati perché il conflitto è stato realizzato manipolando il campo magnetico, evitando pertanto l'utilizzo di filtri polarizzanti. Questa scelta è stata determinata dalla volontà di verificare se il sistema di filtri utilizzato (Fig. 5.3) potesse avere qualche influenza sulla risposta degli animali al conflitto, in modo da spiegare la divergenza dei nostri risultati da quelli ottenuti negli studi già citati (Muheim et al. 2006b; 2007). In realtà la sostanziale coincidenza di risultati ottenuti con i tipi di conflitto (vedi 5.4 Metodologie generali), cioè la dominanza dei riferimenti magnetici su quelli forniti dalla luce polarizzata, porta ad escludere un effetto dell'apparato sperimentale. Inoltre alla luce del fatto che i risultati ottenuti

con i due tipi di protocollo sono analoghi e i conflitti generati all'alba e al tramonto hanno indotto la stessa risposta negli animali possiamo affermare che la mancanza di ricalibrazione ottenuta negli esperimenti con filtri polarizzanti (vedi paragrafi 5.4 e 5.5) non dipende dal tipo di informazione alterata durante il conflitto (pattern di polarizzazione all'alba).

5.8 Conclusioni

I risultati ottenuti applicando i quattro differenti protocolli (vedi paragrafi 5.5.1, 5.6.1 e 5.7.1) sono paragonabili, indipendentemente dalla modalità con cui è stato realizzato il conflitto. Infatti in nessun caso si è evidenziato al test 2 un cambiamento di direzione in linea con le attese previste in caso di ricalibrazione della bussola magnetica. In conclusione si può pertanto affermare che durante l'esposizione al conflitto non è avvenuta alcuna ricalibrazione della bussola magnetica sulla base delle informazioni ricavate dal pattern di luce polarizzata, né quando tale conflitto è stato generato manipolando la luce polarizzata all'alba, né alterando il campo magnetico all'alba o al tramonto. Questi risultati sono in contrasto con quelli ottenuti in alcuni studi (Able & Able 1995a; Cochran et al. 2004; Muheim et al. 2006b, 2007), in cui gli animali avevano mostrato una ricalibrazione della bussola magnetica in base al pattern di luce polarizzata. Inoltre i risultati ottenuti non confermano l'ipotesi proposta in una recente revisione (Muheim et al. 2006a), cioè che l'accesso a riferimenti visivi nella zona adiacente all'orizzonte si traduca in una ricalibrazione della bussola magnetica sui riferimenti di luce polarizzata all'alba e al tramonto, in quanto durante le esposizioni al conflitto da noi realizzate l'accesso all'orizzonte era libero. I risultati ottenuti sono invece in accordo con quella parte di letteratura (Wiltschko & Wiltschko 1975; Wiltschko et al. 1998b, 1999, 2001; Sandberg et al. 2000, 2002) che ha ipotizzato una prevalenza della bussola magnetica sugli altri riferimenti disponibili durante il periodo migratorio.

Sulle motivazioni alla base della eterogeneità dei risultati ottenuti in esperimenti di conflitto come quelli descritti si possono fare diverse ipotesi (vedi 5.5.4 Discussione)

che vanno da un utilizzo specie specifico dei riferimenti bussolari disponibili, ad un'influenza del momento del ciclo migratorio sulla scelta del riferimento dominante. Anche limiti del protocollo sperimentale applicato potrebbero impedire che sia fornito uno stimolo corretto perché la ricalibrazione avvenga, anche se la concordanza di risultati ottenuta variando la modalità di realizzazione del conflitto (filtri vs bobine, vedi 5.4 Metodologie generali) fa pensare che l'effetto dell'apparato sperimentale sia poco rilevante. Il dibattito sul problema delle gerarchie tra le diverse bussole e sui fenomeni di ricalibrazione è ad oggi aperto (Muheim et al. 2008; Wiltschko et al. 2008a, 2008b) e le posizioni in letteratura restano contrastanti, per cui sicuramente per poter spiegare risultati così eterogenei si rendono necessarie ulteriori indagini ricercando metodologie che minimizzino gli artefatti sperimentali. In questo contesto si debbono considerare i risultati negativi ottenuti con le Rondini, in cui visibilmente sono affiorati problemi metodologici al momento non risolvibili con l'uso delle gabbie di Emlen nella loro configurazione standard.

Infine, per spiegare le differenze di risposta al conflitto degli animali *nord* e *sud* evidenziate dall'analisi delle differenze in quasi tutti gli esperimenti condotti (vedi 5.5.3, 5.6.3, 5.7.3), sembra plausibile l'ipotesi di una differente motivazione individuale a migrare, forse conseguente ad una diversa risposta individuale alla cattività e alla manipolazione sperimentale piuttosto che alle condizioni fisiche (livelli di grasso). In particolare gli animali *nord*, cioè gli individui che già al primo test hanno mostrato una componente direzionale congrua con la stagione e che l'hanno mantenuta al test 2 potrebbero essere gli individui che rispondono più velocemente ai cambiamenti e che si adattano più rapidamente alla nuova situazione di cattività. Essi appaiono motivati a migrare sin dal primo test dove hanno esibito un orientamento corretto per la stagione. Gli animali *sud*, cioè quelli che al test 1 si sono orientati in modo non coerente con la stagione, hanno dato una risposta più variabile, nella maggior parte dei casi correggendo parzialmente o totalmente il loro orientamento in modo da assumere una componente di nord al test 2. Tale correzione di rotta sembra correlata con la lunghezza del protocollo, cioè animali sottoposti a test 1 e test 2 troppo vicini (vedi tabelle 5.1 e 5.7) non riescono a correggere completamente il loro orientamento e le loro risposte restano molto disomogenee, mentre animali sottoposti a cattività più prolungate (vedi tabelle 5.4 e 5.6) invece

riescono complessivamente a correggere in modo statisticamente significativo il loro orientamento. Essi potrebbero essere gli individui con più difficoltà di adattamento e aver quindi bisogno di un certo numero di giorni per esprimere una motivazione a migrare e per orientarsi in modo corretto per la stagione. Tale ipotesi è stata formulata anche sulla base di studi relativi alla personalità degli uccelli che hanno dimostrato la presenza di una notevole variabilità individuale nei comportamenti espressi in situazioni di stress. Tali ricerche hanno evidenziato una correlazione tra l'espressione individuale di comportamenti come per esempio quello esplorativo e differenze nella manifestazione di aggressività (Verbeek et al. 1994; Drent & Marchetti 1999), nel comportamento alimentare (Drent & Marchetti 1999; Marchetti & Drent 2000) e nella reazione allo stress (Carere et al. 2001). Alla luce di questi studi si può ipotizzare che animali sottoposti a situazioni di stress, come per esempio la cattura e la manipolazione sperimentale, possano esibire diversi livelli individuali di motivazione migratoria indipendenti dalle loro condizioni fisiche.

A prescindere dalla validità di tale ipotesi che potrà essere ulteriormente verificata in futuro, per quanto riguarda lo scopo di questi esperimenti, cioè verificare se gli animali ricalibrino o meno la bussola magnetica in caso di esposizione a conflitto, possiamo affermare che né il gruppo *nord* né il gruppo *sud* ha mostrato ricalibrazione della bussola magnetica: infatti mentre i primi non esibiscono alcuno shift tra test 1 e test 2, la rotazione mostrata da i secondi, quando determinabile, non è mai in linea con le rotazioni attese in caso di ricalibrazione della bussola magnetica, risultato analogo a quello ottenuto per il gruppo complessivo.

6. Bibliografia

Able KP (1982) Skylight polarization patterns at dusk influence migratory orientation in birds. *Nature* 299:550-551

Able KP (1993) Orientation cues used by migratory birds: A review of cue-conflict experiments. *Trends Ecol Evol* 8:367-371

Able KP., Able MA (1990a) Calibration of the magnetic compass of a migratory bird by celestial rotation. *Nature* 347:378-380

Able KP, Able MA (1990b) Ontogeny of migratory orientation in the Savannah sparrow, *Passerculus sandwichensis*: calibration of the magnetic compass. *Anim Behav* 39:905-913

Able KP, Able MA (1993) Daytime calibration of magnetic orientation in a migratory bird requires a view of skylight polarization. *Nature* 364:523-525

Able KP, Able MA (1995a) Interactions in the flexible orientation system of a migratory bird. *Nature* 375:230-232

Able KP, Able MA (1995b) Manipulations of polarized skylight calibrate magnetic orientation in a migratory bird. *J Comp Physiol A* 177:351-356

Adamo C, Baldaccini NE, Marchetti C, Mola E (1999) Orientamento migratorio: l'effetto di test successivi sulle scelte direzionali. *Avocetta* 23:29

- Åkesson S (1994) Comparative orientation experiments with different species of passerine long-distance migrants: effect of magnetic field manipulation. *Anim Behav* 48:1379-1393
- Åkesson S (1999) Do passerine migrants captured at an inland site perform temporary reverse migration in autumn? *Ardea* 87:129-137
- Åkesson S, Lennart K, Walinder G, Alerstam T (1996) Bimodal orientation and the occurrence of temporary reverse bird migration during autumn in south Scandinavia. *Behav Ecol Sociobiol* 38:293-302
- Åkesson S, Morin J, Muheim R, Ottosson U (2002) Avian orientation: effects of cue-conflict experiments with young migratory songbirds in the high Arctic. *Anim Behav* 64:469-475
- Alerstam T (1990) Bird migration. Cambridge University Press, Cambridge
- Aschoff J (1960) Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symp* 25:11-28.
- Bäckman J, Pettersson J, Sandberg R (1997) The influence of fat stores on magnetic orientation in day-migrating chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ethology* 103:247-256
- Baker RR (1984) Bird navigation. The solution of a mystery? London-Sydney-Auckland-Toronto
- Bairlein F (1987) Nutritional requirements for maintenance of bodyweight and fat deposition in the long distance migratory garden warbler (*Sylvia borin*). *Comp Biochem Physiol* 86A:337-347
- Bairlein F (2003) Nutritional strategies in migratory birds. In: Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E (eds) Avian migration. Springer, Berlin, pp 321–332

- Baldaccini NE, Giunchi D, Mongini E (1999) A long term study on initial orientation in sand martins (*Riparia riparia*). Behaviour 136:1311-1326
- Baldaccini NE, Luschi P, Mencacci R, Sale A (2004) Le migrazioni. Erga edizioni, Genova
- Batschelet E (1981) Circular statistics in biology. Academic, London
- Beason RC (1989). Use of an inclination compass during migratory orientation by the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). Ethology 81:291-299
- Beason RC, Nichols JE (1984) Magnetic orientation and magnetic sensitive material in a transequatorial migratory bird. Nature 309:151–153
- Beason RC, Semm P (1991) Neuroethological aspects of avian orientation. In: Berthold P (ed) Orientation in birds. Basel, pp 106-127
- Beck W, Wiltschko W 1981 Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca* Pallas) orientieren sich nicht-visuell mit Hilfe des Magnetfelds. Vogelwarte 31:168-174
- Beck W, Wiltschko W (1982) The magnetic field as reference system for the generally encoded migratory directions in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas). Z Tierpsychol 60:41-46
- Beck W, Wiltschko W (1988) Magnetic factors control the migratory direction of pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. In: Ouellet H (ed) Acta XIX Congr Int Ornithol, University of Ottawa, pp 1955-1962
- Berthold P (1975) Migration: control and metabolic physiology. In: Farner DS, King JR (eds) Avian Biology, vol 5. Academic Press, New York, pp 77-128
- Berthold P (1978) Die quantitative Erfassung der Zugunruhe bei Tagziehern: eine Pilotstudie an Ammern (*Emberiza*). J Ornithol 119:334-336

- Berthold P (1996) Control of bird migration. Chapman & Hall, London
- Berthold P, Querner U (1981) Genetic basis of migratory behaviour in european warblers. Science 212:77-79
- Bingman VP (1981) Savannah sparrows have a magnetic compass. Anim Behav 29:962-963
- Bingman VP (1983) Magnetic field orientation of migratory savannah sparrows with different first summer experience. Behaviour 87:43-53
- Bingman VP (1984) Night sky orientation of migratory pied flycatchers raised in different magnetic fields. Behav Ecol Sociobiol 15:77-80
- Bingman VP, Wiltschko W (1988) Orientation of dunnocks (*Prunella modularis*) at sunset. Ethology 77:1-9
- Blem CR (1980) The energetics of migration. In: Gauthreaux SA (ed) Animal Migration, Orientation, and Navigation. Academic Press, New York, pp 175-224
- Bletz H, Weindler P, Wiltschko R, Wiltschko W, Berthold P (1996) The magnetic field as reference for the innate migratory direction in blackcaps, *Sylvia atricapilla*. Naturwissenschaften 83: 430-432
- Carere C, Welink D, Drent PJ, Koolhass JM, Groothuis AGG (2001) Effect of social defeat in a territorial bird (*Parus major*) selected for different coping styles. Physiol Behav 73:427-433
- Cherry JD, Able KP (1986) An alternative method for the analysis of Emlen funnel data. Auk 103:225-227

- Cochran WW, Mouritsen H, Wikelski M (2004) Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. *Science* 304:405-408
- Cody ML (1978) Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden. *Ecol Monogr* 48:351-396
- Coemans MAJM, Vos Hzn JJ, Nuboer JFW (1994). The orientation of the e-vector of linearly polarized-light does not affect the behaviour of the pigeon *Columba livia*. *J Exp Biol* 191:107-123
- Courtillot V, Hulot G, Alexandrescu M, leMouë JL, Kirschvink JL (1997) Sensitivity and evolution of sea turtle magnetoreception: observations, modelling and constraints from geomagnetic secular variation. *Terra Nova* 9:203–207
- Cramp S (1988) The bird of the western Palearctic. Oxford University press, Oxford
- Curry-Lindahl K (1981) Bird migration in Africa, vol. 1. Academic Press, London
- Delius JD, Perchard RJ, Emmerton J (1976) Polarized light discrimination by pigeons and an electroretinographic correlate. *J comp physiol Psychol* 90:560-571
- Drent PJ, Marchetti C (1999) Individuality, exploration and foraging in hand raises juvenile great tits. In: Adams NJ, Slotow RH (eds) *Proc 22 Int Ornithol Congr, Durban*. BirdLife South Africa, Johannesburg, pp 896-914
- Drost R (1938) Über den Einfluß von Verfrachtungen zur Herbstzugzeit auf den Sperber, *Accipiter nisus* (L.). Zugleich ein Beitrag zur Frage nach der Orientierung der Vögel auf dem Zug ins Winterquartier. *Acta IX Congr Int Ornithol, Rouen*, pp 503-521
- Drost R, Schilling L (1940) Über den Zug des Trauerfliegenschnäppers, *Muscicapa hypoleuca* (Pall.). *Vogelzug* 11:71-85

Emlen ST (1967) Migratory orientation in the Indigo buntins, *Passerina cyanea*. Auk 84:309-342; 463-489.

Emlen ST (1970) Celestial rotation: its importance in the development of migratory orientation. Science 170:1198-1201

Emlen ST (1975) Migration: orientation and navigation. Academic, New York

Emlen ST, Emlen JT (1966) A technique for recording migratory orientation of captive birds. Auk 83:361-367

Emlen ST, Wiltschko W, Demong NJ, Wiltschko R., Bergman S (1976) Magnetic direction finding: evidence for its use in migratory indigo buntings. Science 193:505-508

Gatter W, Behrndt M (1985) Unterschiedliche tageszeitliche Zugmuster alter und junger Vögel am Beispiel der Rauchschwalben (*Hirundo rustica*). Vogelwarte 33:115-120

Giunchi D, Baldaccini NE (2004) Orientation of juvenile barn swallows (*Hirundo rustica*) tested in Emlen funnels during autumn migration. Behav Ecol Sociobiol 56: 124-131

Giunchi D, Baldaccini NE (2006) Orientation experiments with displaced juvenile barn swallows (*Hirundo rustica*) during autumn migratory season. Behav Ecol Sociobiol 59:624-633

Giunchi D, Mongini E, Baldaccini NE (1999) The influence of repeated releases on the homing behaviour of sand martins (*Riparia riparia*). Ethology 105:111-124

- Giunchi D, Pollonara E, Baldaccini NE (2003) The influence of transport conditions on the initial orientation of sand martins (*Riparia riparia*). *Ethol Ecol Evol* 15:83-97
- Glück E (1978) Aktivitätsuntersuchungen an Tagziehern (*Carduelis carduelis*). *J Ornithol* 119:336-338
- Glück E (1982) Locomotory activity of day-migrating finches. In: Papi F, Walraff HG (eds) in *Avian navigation*. Springer, Berlin, pp 90-95
- Grimes LG (1987) The bird of Ghana. BOU Check list N°9. British ornitologists Union
- Gwinner E (1968) Circannuale periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldlaubsänger (*P. sibilatrix*). *J Ornithol* 109:70-95
- Gwinner E (1974) Testosterone induces <<splitting>> of circadian locomotor activity rhythms in birds. *Science* 185:72-74
- Gwinner E (1996) Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis* 138:47-63.
- Gwinner E, Wiltschko W (1978) Endogenously controlled changes in the migratory direction of the Garden Warbler, *Sylvia borin*. *J Comp Physiol* 125:267-273
- Gwinner E, Wiltschko W (1980) Circannual changes in the migratory orientation of the garden warbler, *Sylvia borin*. *Behav Ecol Sociobiol* 7:73-78
- Gwinner E, Biebach H, von Kries I (1985) Food availability affects migratory restlessness in caged garden warblers (*Sylvia borin*) *Experientia* 72:51

- Helbig AJ (1990). Depolarization of natural skylight disrupts orientation of an avian nocturnal migrant. *Experientia* 46:755-758
- Helbig AJ (1991) Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behav Ecol Sociobiol* 28:9-12
- Helbig AJ, Orth G, Laske V, Wiltschko W (1987) Migratory orientation and activity of the meadow pipit (*Anthus pratensis*): a comparative observational and experimental field study. *Behaviour* 103:276-293
- Hoffmann K (1960) Experimental manipulation of the orientational clock in birds. *Cold Spring Harbour Symp Quant Biol* 25:379-387
- Huin N, Sparks TH (1998) Arrival and progression of the Swallow *Hirundo rustica* through Britain. *Bird Study* 45:361-370
- Hyttiä K, Vikberg P (1973) Autumn migration and moult of the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* at the Signilskär bird station. *Ornis Fennica* 50:134-143
- Immelman K (1971) Ecological aspects of periodic reproduction. In: Famer DS, King JR (eds) *Avian biology* Academic Press, New York, Vol 1 pp 341-389
- Jenni L, Winkler R (1994) *Moult and ageing of European passerines*. Academic Press, London
- Kaiser A (1993) A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits on songbirds. *J Field Ornithol* 64:246-355

- Klaassen M, Biebach H (1994) Energetics of fattening and starvation in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*, during the migratory phase. *Journal of Comparative Physiology B* 164:362–371
- Klaassen M., Lindström Å, Zijlstra R (1997) Composition of fuel stores and digestive limitations to fuel deposition rate in the long-distance migratory Thrush Nightingale *Luscinia luscinia*. *Physiological Zoology* 70:125–133
- Kramer G (1949) Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugunruhe gekäfigter Vögel. In: Mayr E, Schüz E (eds), *Ornithologie als biologische Wissenschaft*, Heidelberg, pp 269-283
- Kramer G (1951) Versuche zur Wahrnehmung von Ultrakurzwellen durch Vögel. *Vogelwarte* 16:55–59
- Kreithen ML, Keeton WT (1974) Detection of polarized light by the homing pigeon, *Columba livia*. *J Comp Physiol* 89:83-92
- Lundberg A, Alatalo RV (1992) *The pied flycatcher*. Poyser, London
- Marchetti C, Drent PJ (2000) Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Anim Behav* 60:131-140
- Mason CF (1976) Breeding biology of the *Sylvia* warblers. *Bird Study* 23:213–232
- Matthews GVT (1961) “Nonsense” orientation in mallard *Anas platyrhynchos* and its relation to experiments on bird navigation. *Ibis* 103a:211-230
- Matthews GVT (1968) *Bird navigation*, 2nd Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- Matthews GVT (1968) *Bird navigation*, 2nd ed. Cambridge, London
- Matthews GVT (1984) “Nonsense” orientation in mallard: a resumé and an investigation of the mechanism of a sun compass. *Wildfowl* 35:81-92

- Moreau RE (1961) Problems of Mediterranean-Saharan migration. *Ibis* 103:373-427, 580-623
- Moreau RE (1972) The Palaearctic-African bird migration systems. Academic Press, London
- Moore BR (1980) A modification of the Rayleigh test for vector data. *Biometrika* 67:175–180
- Moore FR (1987) Sunset and the orientation behaviour of migrating birds. *Biol Rev* 62:65–86
- Moore FR, Phillips JB (1988) Sunset, skylight polarization and the migratory orientation of yellow-rumped warblers (*Dendroica coronata*). *Anim Behav* 36:1770-1778
- Mouritsen H (1998) How do young night migrating passerines use their compasses for orientation during migration? *Proc 22 Int Ornithol Congr, Durban*. *Ostrich* 69:54
- Mouritsen H (2000) Yes, clock and compass strategy can explain the distribution of ringing recoveries- reply to Thorup et al. *Anim Behav* 60:F9-F14
- Mouritsen H, Larsen ON (1998) Evaluating alternative methods for the analysis of Emlen funnel data. In: Mouritsen H (ed) *Compasses and orientational strategies of night migrating Passerine birds*. Center of Sound Communication, Institute of Biology, Odense University, Odense, pp 115–124
- Mouritsen H, Larsen ON (2001) Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass. *J Exp Biol* 204 (22):3855-3865

- Muheim R, Jenni L (1999) Nocturnal orientation of robins, *Erithacus rubecula*: birds caught during active flight are disoriented. *Acta Ethol* 2:42-50.
- Muheim R, Jenni J, Weindler P (1999) The orientation behaviour of chaffinches, *Fringilla coelebs*, caught during active migratory flight, in relation to the sun. *Ethology* 105:97-110
- Muheim R, Moore FR, Phillips JB (2006a) Calibration of magnetic and celestial compass cues in migratory birds - a review of cue conflict experiments. *J Exp Biol* 209:2-17
- Muheim R, Phillips JB, Åkesson S (2006b) Polarized light cues underlie compass cue integration in migratory songbirds. *Science* 313:837-839
- Muheim R, Åkesson S, Phillips JB (2007) Magnetic compass of migratory Savannah Sparrows is calibrated by skylight polarization at sunrise and sunset. *J Ornithol* 148 (Suppl 2):S485-S494
- Muheim R, Åkesson S, Phillips JB (2008) Response to R. Wiltschko et al. (*J. Ornithol.*): Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds. *J Ornithol* 149: 659-662
- Munro U, Munro JA (1998) Migratory restlessness in the yellow-faced honeyeater *Lichenistomus chrysops* (Meliphagidae), an Australian diurnal migrant. *Ibis* 140:599-604
- Munro U, Wiltschko R (1993) Clock-shift experiments with migratory yellow-faced honeyeater *Lichenistomus chrysops* (Meliphagidae), an Australian day-migrating bird. *J Exp Biol* 181:233-244

- Munro U, Wiltschko R (1995). The role of skylight polarization in the orientation of a day-migrating bird species. *J Comp Physiol A* 177:357-362
- Munro U, Wiltschko W (1993) Magnetic compass orientation in the yellow-faced honeyeater, *Lichenistomus chrysops*, a day-migrating bird from Australia. *Behav Ecol Sociobiol* 32:141-145
- Munro U, Wiltschko R, Wiltschko W (1993) A comparison of migratory orientation of birds living in the northern and the southern hemisphere. *Ring* 16:5-15
- Nievergelt F, Liechti F (2000) Methodische Aspekte zur Untersuchung der Zugaktivität in Emlen-Trichter. *J Ornithol* 141:180-190.
- Perdeck AC (1958) Two types of orientation in migration starlings, *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments, *ardea* 46:1-37
- Perdeck AC (1964) An experiment on the ending of autumn migration in starlings. *Ardea* 52:133-139
- Perdeck AC (1967) Orientation of starlings after displacement to Spain. *Ardea* 55:194-202
- Prinz K, Wiltschko W (1992) Migratory orientation of pied flycatchers: interaction of stellar and magnetic information during ontogeny. *Anim Behav* 44:539-545
- R Development Core Team (2003) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>. (ISBN 3-900051-00-3)
- Rabøl J (1979) Magnetic orientation in night-migrating passerines. *Ornis Scand* 10:69-75

- Rabøl J, Hansen S, Bardtrum L, Thorup K (2002) Orientation of night migrating passerines kept and tested in an inverted magnetic field Ital J Zool 69:313-320
- Ritz T, Adem S, Schulten K (2000) A model for vision-based magnetoreception in birds. Biophys J 78:707–718
- Salewski V, Bruderer B (2007) The evolution of bird migration—a synthesis. Naturwissenschaften 94:268–279
- Sandberg R (1994) Interaction of body condition and magnetic orientation in autumn migrating robins, *Erithacus rubecula*. Anim Behav 47:679–686
- Sandberg R (2003) Stored fat and migratory orientation. In: Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E (eds) Avian migration. Springer, Berlin, pp 515–525
- Sandberg R, Moore FR (1996) Migratory orientation of red-eyed vireos, *Vireo olivaceus*, in relation to energetic condition and ecological context. Behav Ecol Sociobiol 39:1-10
- Sandberg R, Pettersson J (1996) Magnetic orientation of snow buntings (*Plectrophenax nivalis*), a species breeding in the high arctic: passage migration through temperate-zone areas. J Exp Biol 199:1899-1905
- Sandberg R, Pettersson J, Alerstam T (1988) Shifted magnetic fields lead to deflected and axial orientation of migrating robins, *Erithacus rubecula*, at sunset. Anim Behav 36:877–887
- Sandberg R, Pettersson J, Persson K (1991) Migratory orientation of free-flying robins *Erithacus rubecula* and pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*: release experiments. Ornis Scand 22:1–11

- Sandberg R, Bäckman J, Moore FR, Löhmus M (2000) Magnetic information calibrates celestial cues during migration. *Anim Behav* 60:453–462
- Sandberg R, Moore FR, Bäckman J, Löhmus M (2002) Orientation of nocturnally migrating Swainson's thrush at dawn and dusk: importance of energetic condition and geomagnetic cues. *Auk* 119:201-209
- Sauer EGF (1957) Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*). *Z Tierpsychol* 14:29-70
- Schmidt-Koenig K (1960) Internal clocks and homing. *Cold Spring Harbor Symp quant Biol* 25:389-393
- Schmidt-Koenig K (1961) Die Sonne als Kompass in Heim-Orientierungssystem der Brieftauben. *Z Tierpsychol* 68:221-224
- Schmidt-Koenig K (1973) Über die Navigation der Vögel. *Naturwiss* 60:88-94
- Schmidt-Koenig K (1979) *Avian Orientation and Navigation*. London, Academic Press.
- Schmidt-Koenig K (1990) The sun compass. *Experientia* 46:336–342
- Schmidt-Koenig K, Ganzhorn JU, Ranvaud R (1991) The sun compass. In: Berthold P (ed) *Orientation in birds*. Basel, pp 1-15
- Schwilch R, Mantovani R, Spina F, Jenni L (2001) Nectar consumption of warblers after long-distance flights during spring migration. *Ibis* 143: 24–32.
- Shumakov ME, Zelenova NP (1988) Ontogenesis of nonvisual orientation of blackcaps (*Sylvia atricapilla*). In: *Abstr XII Eastern Baltic Ornithol Conf*, Vilnius, pp 255-257

- Shumakov ME, Vinogradova NV (1992) Interrelations between astronomical and geomagnetic stimuli during migration in scarlet grosbeaks (*Carpodactus erythrinus*). In: Payevsky VA (ed) Problems of Birds Population Ecology, Russ Acad Sci 247 pp 106–116 (in Russian)
- Spina F, Massi A, Montemaggiori A, Baccetti N (1993) Spring migration across central Mediterranean: general results from the ‘Progetto Piccole Isole’. Vogelwarte 37 (Suppl.):1–94
- Thorup K, Rabøl J, Madsen JJ (2000) Can clock-and-compass explain the distribution of ringing recoveries of pied flycatcher? Anim Behav 60:F3-F8
- Turner AK, Rose CA (1989) Handbook to the swallows and martins of the world. Helm, London
- Verbeek MEM, Drent PJ, Wiepkema PR (1994) Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. Anim Behav 48:1113-1121
- Viehmann W (1979) The magnetic compass of blackcaps (*Sylvia atricapilla*). Behaviour 68:24–30.
- Weindler P (1994) Wintergoldhähnchen (*Regulus regulus*) benutzen einen Inklinationskompaß. J. Orn. 135, 620–622.
- Weindler P, Liepa V (1999) The influence of premigratory experience on the migratory orientation of birds. In: Adams NJ, Slotow RH (eds) Proc 22 Int Ornithol Congr, Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg, pp 979-987
- Weindler P, Beck W, Liepa V, Wiltshko W (1995) Development of migratory orientation in pied flycatchers in different magnetic inclinations. Anim Behav 49:227-234

- Weindler P, Wiltschko R, Wiltschko W (1996) Magnetic information affects the stellar orientation of young bird migrants. *Nature* 383:158-160
- Weindler P, Böhme F, Liepa V, Wiltschko W (1998) The role of daytime cues in the development of magnetic orientation in a night migrating bird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42:289–294
- Wiltschko R (1981) Die Sonnenorientierung der Vögel. II. Entwicklung des Sonnenkompaß und sein Stellenwert im Orientierungssystem. *J Ornithol* 122:1-22
- Wiltschko R, Wiltschko W (1995) *Magnetic Orientation in animals*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Wiltschko R, Wiltschko W (1999) Celestial and magnetic cues in experimental conflict. In: Adams NJ, Slotow RH (eds) *Proc 22 Int Ornithol Congr*, Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg, pp 988-1004
- Wiltschko R, Wiltschko W (2003) Mechanisms of Orientation and Navigation in Migratory Birds. In: Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E (eds) *Avian Migration*, Springer-Verlag Berlin, pp 433-456
- Wiltschko R, Wiltschko W, Munro U (1997) Migratory orientation in birds: the effects and after-effects of exposure to conflicting celestial and magnetic cues. *Orientation and Navigation – Birds, Humans and other Animals*, pp 6.1-6.14. Oxford: Royal Institute of Navigation
- Wiltschko R, Munro U, Ford H, Wiltschko W (2001) Orientation in migratory birds: time associated relearning of celestial cues. *Anim Behav* 62:245-250
- Wiltschko R, Munro U, Ford H, Wiltschko W (2008a) Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds. *J Ornithol* 149:607–614

- Wiltschko R, Munro U, Ford H, Wiltschko W (2008b) Response to the comments by R. Muheim, S. Åkesson, and J.B. Phillips to our paper “Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds”. *J Ornithol* 149:663–664
- Wiltschko W (1968) Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Z Tierpsychol* 25:537–558
- Wiltschko W (1974) Der Magnetkompaß der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). *J Orn* 115:1–7
- Wiltschko W, Gwinner E (1974) Evidence for an innate magnetic compass in garden warblers. *Naturwissenschaften* 61:406
- Wiltschko W, Merkel FW (1971) Zugorientierung von Dorngrasmücken (*Sylvia communis*). *Vogelwarte* 26:245–249
- Wiltschko W, Wiltschko R (1972) Magnetic compass of European Robins. *Science* 176:62–64
- Wiltschko W, Wiltschko R (1975) The interactions of stars and magnetic field in the orientation system of night-migrating birds. I. Autumn experiments with European warblers (Gen. *Sylvia*). *Z Tierpsychol* 37:337-355
- Wiltschko W, Wiltschko R (1990) Magnetic orientation and celestial cues in migratory orientation. *Cellular and Molecular Life Sciences* 46/4:342-352
- Wiltschko W, Wiltschko R. (1992) Migratory orientation: Magnetic compass orientation of garden warblers (*Sylvia borin*) after a simulated crossing of the magnetic equator. *Ethology* 91:70–79

- Wiltschko W, Wiltschko R (1996) Magnetic orientation in birds. *J Exper Biol* 199:29-38
- Wiltschko W, Wiltschko R (2007) Magnetoreception in birds: Two receptors for two different tasks. *J Ornithol* 148:61–76
- Wiltschko W, Daum-Benz P, Fergenbauer-Kimmel A, Wiltschko R (1987) The development of the star compass in garden warblers, *Sylvia borin*. *Ethology* 74:285-292
- Wiltschko W, Munro U, Ford H, Wiltschko R (1993) Magnetic inclination compass: a basis for the migratory orientation of birds from the northern and southern hemisphere. *Experientia* 49:167–170
- Wiltschko W, Weindler P, Wiltschko R (1998a) Interaction of magnetic and celestial cues in the migratory orientation of passerines. *J Avian Biol* 29:606-617
- Wiltschko W, Wiltschko R, Munro U, Ford H (1998b). Magnetic versus celestial cues: cue-conflict experiments with migrating silvereyes at dusk. *J Comp Physiol A* 182:521-529
- Wiltschko R, Munro U, Ford H, Wiltschko W (1999) After-effects of exposure to conflicting celestial and magnetic cues at sunset in migratory silvereyes, *Zosterops l. lateralis*. *J Avian Biol* 30:56-62
- Wiltschko R, Munro U, Ford H, Wiltschko W (2001) Orientation in migratory birds: time-associated relearning of celestial cues. *Anim Behav* 62:245-250
- Yong W, Moore FR (1993) Relation between migratory activity and energetic condition among thrushes (Turdinae) following passage across the Gulf of Mexico. *Condor* 95:934–943

Ringraziamenti

Vorrei in primo luogo ringraziare il Prof. Baldaccini e Dimitri per avermi permesso di fare questa importante esperienza, per avermi sostenuto e aiutato durante questi anni di dottorato e per le molte cose che mi hanno insegnato. Ringrazio anche tutti i membri dell'unità di Etologia: tra questi in modo particolare Resi per avermi aiutato a sopravvivere alla burocrazia, Daniele per il suo aiuto nel poster, Roberto Guidi per aver prodotto tutta l'attrezzatura utilizzata negli esperimenti, Andrea e Fabio per l'aiuto in Arnino. Ringrazio Chiara per aver condiviso con me parte di questa esperienza e particolarmente Silvia, compagna di imprese folli. Un grazie anche ad Enrica per la sua capacità di ascolto e per i buoni consigli e a Lorenzo per la sua disponibilità.

Ringrazio Fernando Spina perché senza il suo aiuto non avrei potuto nè svolgere buona parte del mio lavoro, nè conoscere la fantastica stazione di Ventotene, esperienza che non soltanto mi ha permesso di avvicinarmi al mondo dell'inanellamento e di appassionarmi, ma che mi ha fatto incontrare tante belle persone. Tra queste ringrazio soprattutto Andrea per l'aiuto e la disponibilità, Ivan e Jacopo con i quali mi sono spesso sfogata e confrontata su “problemi di dottorandi” e tanti altri come Costanza, Sara, Carlo, Michelangelo, Valentina, Cristiano, Mario, Annarita che hanno contribuito a rendere la mia permanenza a Ventotene più piacevole e divertente.

Ringrazio sinceramente tutte le persone che hanno lavorato su campo con me durante questi tre anni: Patrizia per aver messo alla prova la mia forza di carattere aiutandomi sicuramente a crescere e tutti i tesisti per il loro importante contributo. Tra questi un grazie speciale ad Elisa, Paola, Francesca e Fabrizia che oltre al lavoro hanno condiviso e condividono con me la loro amicizia.

Ringrazio con affetto tutti gli amici di sempre che hanno vissuto con me sia momenti belli sia periodi più difficili; in particolare Melania, Lara e Lisa che mi conoscono e mi capiscono come pochi altri, Elisa Gloria e Sara a cui voglio un gran bene e tutti gli altri amici del Gruppo Padre Alfonso che per motivi di spazio non posso citare ma che occupano un posto importante nella mia vita.

Per concludere vorrei ringraziare la mia famiglia: i miei nonni, mia sorella Anna e soprattutto i miei genitori Sonia e Stefano che mi hanno sempre appoggiato incondizionatamente offrendomi il loro sostegno morale e materiale Per ultimo ma più importante di tutti un grazie enorme a mio marito Ettore che ha sempre creduto in me oltremisura e mi ha sempre spronato a fare tutto quello che poteva farmi crescere personalmente e professionalmente senza mai farmi pesare le mie assenze e le mie mancanze e con il quale sto vivendo un periodo veramente speciale.